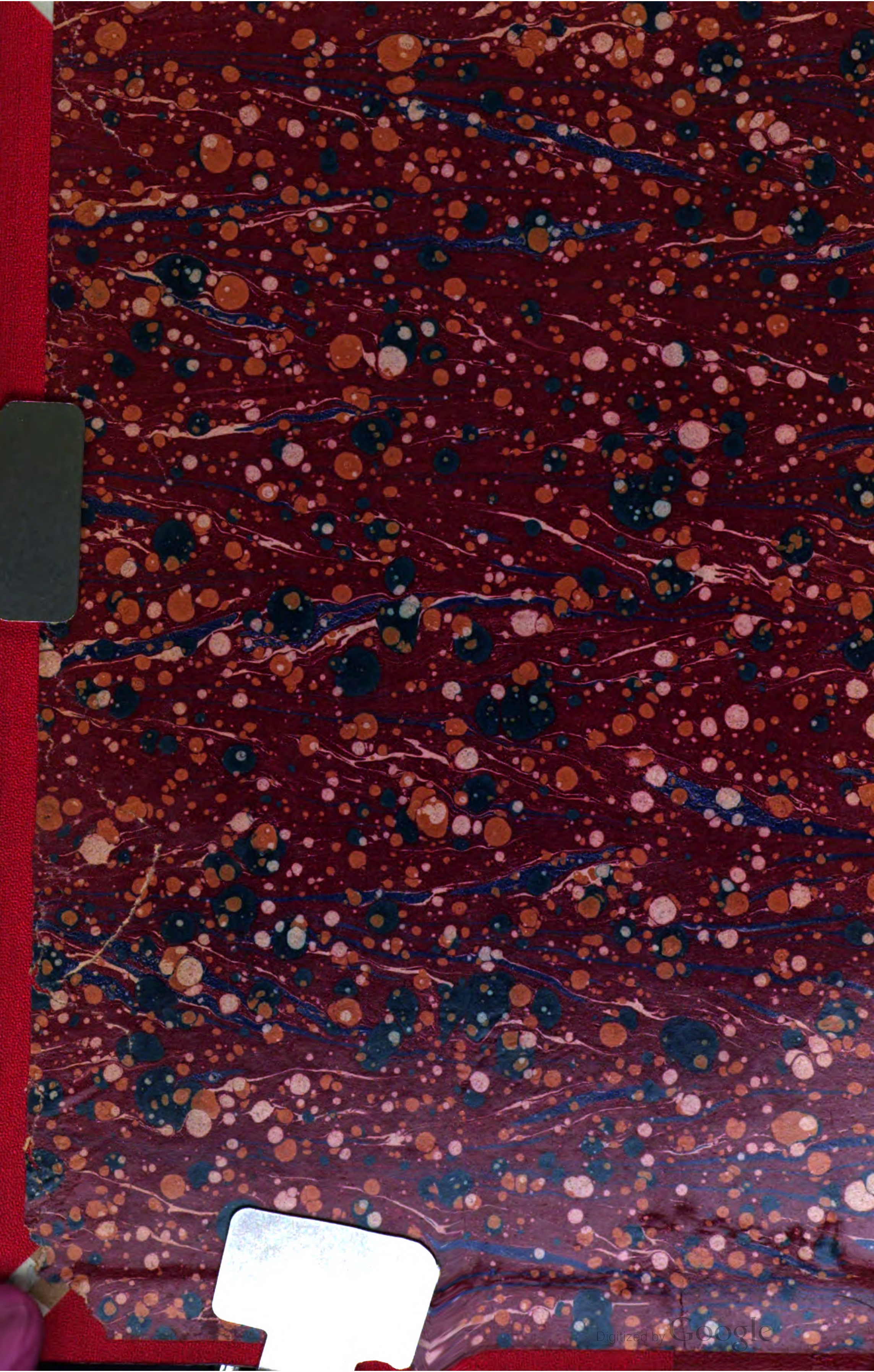
Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik

N. Pringsheim, W. Pfeffer, E. Strasburger







Preis dieses Heftes für Abonnenten . . . 12 Mk. 25 Pfg.,
für den Einzelverkauf 15 Mk. 25 Pfg.

JAHRBÜCHER

für

wissenschaftliche Botanik

Begründet

von

Professor Dr. N. Pringsheim

herausgegeben

von

W. Pfeffer
Professor an der Universität Leipzig

und

E. Strasburger
Professor an der Universität Bonn

Zweiundvierzigster Band. Erstes Heft.
Mit 7 lithographierten Tafeln.

Leipzig
Verlag von Gebrüder Borntraeger
1905

Alle Zusendungen für die Redaction bittet man zu richten an
Professor Pfeffer in Leipzig (Botanisches Institut), — vom 1. August
bis 20. September nur an Gebrüder Borntraeger in Berlin SW. 11,
Dessauerstrasse 29

Inhalt des vorliegenden Heftes.

Histologische Beiträge zur Vererbungsfrage

Von

Eduard Strasburger, Charles E. Allen, Kiichi Miyake und James Bertram Overton.

Ausgegeben im Juli 1905.

Die Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik erscheinen in zwanglosen Heften, von denen zumeist 4 einen Band bilden. Der Preis des Bandes beträgt für die Abonnenten ungefähr 35 Mk., sofern nicht eine ungewöhnliche Zahl von Tafeln eine Preiserhöhung notwendig macht. Beim Einzelverkauf erhöht sich der Preis um 25 Prozent.

Das Honorar beträgt 30 Mk. für den Druckbogen; jedoch werden bei umfangreicheren Abhandlungen nur 4 Bogen honoriert. Bei Dissertationen wird kein Honorar gewährt. Den Autoren werden 25 Sonderabdrücke kostenfrei geliefert. Auf Wunsch wird bei rechtzeitiger Bestellung eine größere Anzahl von Sonderabzügen hergestellt und nach folgendem Tarif berechnet:

für jedes Exemplar geheftet mit Umschlag für den Druckbogen 13 Pfg.,

für jede schwarze Tafel einfachen Formats 5 Pfg.,

für jede schwarze Doppeltafel 7,5 Pfg.

Bei farbigen Tafeln erhöhen sich obige Preise für jede Farbe um 3 Pfg.

Ein besonderer Titel auf dem Umschlag sowie Anderung der Paginierung usw. werden besonders berechnet.

JAHRBÜCHER

für

wissenschaftliche Botanik

Begründet

von

Professor Dr. N. Pringsheim

herausgegeben

von

W. Pfeffer
Professor an der Universität Leipzig

und

E. Strasburger
Professor an der Universität Bonn

Zweiundvierzigster Band

Mit 15 lithographierten Tafeln und 36 Textabbildungen.

Leipzig
Verlag von Gebrüder Borntraeger
1906

Inhalt.

Heft 1; ausgegeben im Juli 1905.

Histologische Beiträge zur Vererbungsfrage.

Von

Eduard Strasburger, Charles E. Allen, Kiichi Miyake
und James Bertram Overton.

Seite

Heft 2; ausgegeben im Oktober 1905.

Verzeichnis der Tafeln.

Alphabetisch nach den Namen der Verfasser geordnetes Inhaltsverzeichnis.

Seite

Histologische Beiträge zur Vererbungsfrage.

Von

Eduard Strasburger, Charles E. Allen, Kiichi Miyake und **James B. Overton.**

I. Typische und allotypische Kernteilung.

Ergebnisse und Erörterungen.

Von

Eduard Strasburger.

Mit Tafel I.

Die vorliegende Veröffentlichung ist die Frucht einer gemeinsamen Arbeit, die, vor Jahresfrist begonnen, im hiesigen Institut zur Ausführung kam. Wenn ich nochmals die Anregung zu solchen Untersuchungen gab, so geschah es, weil ich mich noch immer gedrungen fühle, meine langjährige Erfahrung in den Dienst einer Aufgabe zu stellen, die so tief in die wichtigsten Probleme der gesamten Biologie eingreift. Schien es mir doch, als wenn in diesem Augenblick sich einige Aufgaben wieder schärfer fassen, bestimmter umschreiben und von einem weiteren Gesichtskreise aus behandeln ließen.

Eine äußere Veranlassung gab es übrigens seit längerem auch, die mich stets von neuem bestimmen mußte, die karyokinetischen Untersuchungen wieder aufzunehmen; es war die Notwendigkeit, bei dem Wandel der Ansichten auf diesem Gebiete, der bei der Schwierigkeit der Aufgabe unvermeidlich war, mich bei jeder neuen Auflage unseres Lehrbuchs und des „botanischen Praktikums" in bestimmter Weise zu fassen.

Meine vorjährige Veröffentlichung „Über Reduktionsteilung" in den Sitzungsberichten der Akademie der Wissenschaften zu Berlin[1]), war als Einleitung zu dieser gemeinsamen Veröffentlichung gedacht; sie genügt aber als solche nicht mehr, weil das Beweismaterial, das wir seitdem gemeinschaftlich zusammenbrachten, ganz bedeutend

---

1) Physikalisch-mathematische Klasse, Bd. XVIII, 1904, p. 587.



zugenommen hat, außerdem fremde Publikationen inzwischen neue Tatsachen zutage förderten, die Berücksichtigung verlangten.

Die Arbeit wurde in der Weise zwischen uns geteilt, daß K. Miyake die Pollenmutterzellen der Monokotylen, J. B. Overton jene der Dikotylen übernahm. Der später hinzutretende Charles E. Allen hatte sich auf die Synapsis von *Lilium*, mit deren Pollenmutterzellen er sich zuvor schon eingehend beschäftigt hatte, einzuschränken. Die Ansichten, die sich jeder von uns über die zu lösende Aufgabe bildete, wurden im Anblick der Präparate besprochen und erwogen. Ich selbst studierte eine Anzahl Pollenmutterzellen eingehend und dehnte bei *Galtonia* diese Untersuchung auf die Embryosackmutterzellen aus. Alle Figuren der Reduktionsteilung wurden von meinen Mitarbeitern geliefert, ich verzichtete auf die Veröffentlichung der auf die Embryosackmutterzellen von *Galtonia* bezüglichen, da sie mit jenen der Pollenmutterzellen übereinstimmen. Ende des vorjährigen Sommersemesters mußte J. B. Overton nach Amerika zurückkehren, wo er seine Untersuchungen erst zum Abschluß brachte. Von dort sandte er sein Manuskript mir ein. Daraus mögen sich einige Abweichungen in seinem Teile erklären, die im wesentlichen aber nur die gewählten Bezeichnungen treffen. Eine Verständigung in der Deutung der prinzipiellen Vorgänge der Reduktionsteilung — vornehmlich darüber, ob es sich um eine Reduktionsteilung bei dem ersten Teilungsschritt pflanzlicher Gonotokonten[1]) handle — wurde zwischen uns erzielt, im übrigen hat jeder von uns für die Einzelheiten seiner Angaben einzustehen. Im besonderen gilt das auch für die ziemlich weit gehenden Schlüsse, die ich in meinem Teile aus den Tatsachen ziehe, und für die allgemeinen Erörterungen, die ich daran knüpfe.

Im Verlauf unserer gemeinsamen Arbeit gelangte ich zu der Überzeugung, daß ein tieferer Einblick in die Vorgänge, welche uns die heterotypische Synapsis darbot, nur auf Grund einer genauen Kenntnis der typischen Kernteilung zu gewinnen sei.

Ich verstehe hier, wie schon früher, unter „typischer“ Kernteilung jenen Kernteilungsvorgang, der vielfach auch als „vegetative“

1) J. P. Lotsy schlug in der Flora, Bd. 93, 1904, p. 65 vor, primäre Spermatocyten und Oocyten, sowie Sporenmutterzellen übereinstimmend so zu nennen, und ich bin seinem Vorschlag bereits in meinem Aufsatz über Reduktionsteilung in den Sitzungsberichten der Berl. Akad. d. Wiss., a. a. O., p. 589, gefolgt.



Kernteilung, oder als „somatische“ Kernteilung bezeichnet wird. Gegen die beiden letzteren Ausdrücke lassen sich Bedenken erheben, weil die Geschlechtsprodukte der Pflanzen ihre Entstehung durchweg „typischer“ Kernteilung verdanken, die aber alsdann doch kaum als „vegetative“ oder „somatische“ gelten kann. — Die „heterotypische“ Kernteilung ist, wie sich nun mit wachsender Sicherheit herausstellt, eine „Reduktionsteilung“. Valentin Häcker[1]) möchte letzteren Namen auf sie allein anwenden, doch die Bezeichnung „heterotypisch“ ist eingebürgert und hat den Vorteil, daß sie keine endgültige Entscheidung in sich birgt. Auch sagt ja der Name nur aus, daß der Vorgang anders als jener der „typischen“ Kernteilung sich abspielt, und das trifft unter allen Umständen zu. Hingegen wird es sich empfehlen, die „heterotypische“ und die auf sie folgende „homöotypische“ Kernteilung nicht mehr als „atypische“, sondern als „allotypische“ der „typischen“ gegenüberzustellen und „atypisch“ nur solche Kernteilungsvorgänge zu nennen, die, wie etwa die pathogenen, einen konstanten Typus nicht einhalten.

Der „typischen“ Kernteilung, in dem eben entwickelten Sinn, haben auch V. Grégoire und A. Wygaerts neuerdings eingehende Beachtung geschenkt und ihr Verständnis sehr gefördert. In einem Punkte kann freilich ich und können meine Mitarbeiter den Grégoire-Wygaertsschen Schlußfolgerungen nicht ganz beistimmen und das ist gerade ein Punkt, dem wir eine prinzipielle Bedeutung beilegen.

V. Grégoire und A. Wygaerts[2]) behaupten nämlich, daß in den ruhenden oder annähernd ruhenden Kernen des Meristems der Wurzel von *Trillium* es nicht zulässig sei, „ein achromatisches Substratum und selbständige Nukleïnkörperchen“ zu unterscheiden[3]). Das Reticulum färbe sich gleichartig in seiner ganzen Ausdehnung. Alles in ihm sei durchaus chromatisch und zeige sich so selbst in Präparaten, die mit Eisenhämatoxylin nach Heidenhain behandelt wurden und deren Cytoplasma ganz entfärbt ist. Aus der eingehenden Untersuchung der dichteren Partien des Reticulums ergebe sich zudem deutlich, daß diese nicht selbständige Körperchen

1) Heterotypische Teilung, Reduktion und andere zelltheoretische Begriffe. Zool. Anz., Bd. XXVIII, 1904, p. 39.

2) La reconstruction du noyau et la formation des chromosomes dans les cinèses somatiques. I. Racines de *Trillium grandiflorum* et télophase homoeotypique dans le *Trillium cernuum*. „La Cellule“, Bd. XXI, 1903, p. 7.

3) a. a. O., p. 3.

darstellen können, da sie in keiner Weise von der Umgebung abgegrenzt seien, vielmehr allmählich in sie übergehen. Das ganze Netz mache den Eindruck einer „viskosen Materie“, die eine Streckung in Lamellen, in zusammenhängende Fäden und zu einem Netzwerk erfahren habe. Die scheinbaren Körnchen ließen sich mit voller Bestimmtheit als dichtere Teile des einheitlichen „alveoliert-retikulierten“ Gerüstes erkennen und stellten entweder Knotenpunkte des Netzes, oder der Lamellen und Häutchen dar, wie solche jeder wabigen und netzartigen Struktur, die aus einer halbflüssigen Substanz hervorgeht, eigen sind[1]).

Es trifft tatsächlich zu, daß auf den von Grégoire und Wygaerts geschilderten Zuständen der ruhenden oder fast ruhenden Kerne der Nachweis bestimmt abgegrenzter und sich abweichend färbender Körperchen in der Substanz des Wabenwerkes schwer fällt. Damit steht aber noch nicht fest, daß deren Existenz ausgeschlossen sei. Vielmehr sind sehr wichtige Gründe für die gegenteilige Ansicht vorhanden. Diese führen dahin, in den Knotenpunkten des Wabenwerkes geformte Einschlüsse anzunehmen. Würde es sich in den Knotenpunkten nur um Verdichtung einer einheitlichen Gerüstsubstanz handeln, und wären sie nur der Ausdruck ihrer wabigen Struktur, so müßten sie mit Änderung dieser Struktur schwinden. Das tun sie aber nicht, man sieht sie vielmehr in den Prophasen der Kernteilungen sich auch perlschnurförmig aneinander reihen, zu Gruppen vereinigen, höhere Einheiten bilden und damit ihre Selbständigkeit bezeugen. In den Prophasen einer Reduktionsteilung, die oft besonders scharf differenzierte Bilder liefert, ist an diesem Tatbestand nicht zu zweifeln. Ich beharre somit bei der Vorstellung, in der ich durch die vorliegenden Untersuchungen nur noch bestärkt wurde, daß eine besondere Grundsubstanz, die wohl zunächst weiter als Linin zu bezeichnen sein wird, das Gerüstwerk des Kerns bildet, daß sie begrenzte Gebilde führt, die bei solcher Verteilung, wie sie der Ruhezustand des Kerns aufweist, sehr geringe Größe besitzen und die ihnen zukommende Nukleïnreaktion dann nur undeutlich zeigt, daß dem Kern endlich noch die Substanz der Nukleolen zukommt, die zeitweise seine übrigen Bestandteile imprägniert, zeitweise auch in die Bildung der Spindelfasern eingeht. Die starke Verteilung der chromatischen Elemente im Kerngerüst und dessen

1) a. a. O., p. 13.

Imprägnierung mit Nukleolarsubstanz wirken zusammen, um den Eindruck einer einheitlichen Reaktion der gesamten Kernsubstanz hervorzurufen. Durch sie wurden die im wesentlichen auf die Färbungserscheinungen bei Eisenhämatoxylinbehandlung gestützten Angaben von Grégoire[1]) und von seinen Schülern A. Wygaerts, J. Kowalski[2]), Thomaz Martins Mano[3]) und Jules Berghs[4]) bedingt, sowie die entsprechenden, auf übereinstimmende Wirkungen einer 50 % Chromsäure auf das Kerngerüst sich berufenden Behauptungen von C. van Wisselingh[5]) und B. Sijpkens[6]). — Nicht unerwähnt darf ich hier lassen, welche Schwierigkeiten für die Vererbungslehre sich aus der Annahme ergeben würden, daß die Kernsubstanz nur eine einheitliche „viskose Materie" bilde; wie man es dann anfangen sollte, um an diese Vorstellung die Tatsachen der Spaltung bestimmter Merkmalpaare in den Gonotokonten der Bastarde anzuknüpfen. Solche Tatsachen verlangen distinkte Träger der zu vererbenden Eigenschaften. Das meiste von dem, was wir an morphologischem Einblick in das Substrat der Vererbung gewonnen haben, ginge uns zunächst verloren, müßten wir mit dieser Vorstellung aufräumen — doch so weit ist es noch nicht gekommen.

Grégoire hat dann weiter in seiner mit A. Wygaerts ausgeführten Arbeit — und darin liegt der unbestrittene Wert ihrer Veröffentlichung — unsere Kenntnis des Verhaltens der Chromosomen während der Telophase, das heißt zur Zeit der Wiederherstellung des Gerüstwerks der Tochterkerne, wesentlich gefördert. Als herrschende Ansicht konnte gelten, daß die Chromosomen der Tochterkernanlagen sich mit ihren Enden vereinigen, dann allmählich länger und dünner werden, sich durcheinander winden, seitlich anastomosieren und so schließlich ein feines Netzwerk darstellen. Der umgekehrte Vorgang sollte in den Anaphasen des nächstfolgenden

1) In der schon zitierten, mit A. Wygaerts gemeinschaftlich veröffentlichten Arbeit.

2) Reconstruction du noyau et formation des chromosomes dans les cinèses somatiques de la larve de Salamandre. „La Cellule" Bd. XXI, 1904, p. 349.

3) Nucléole et Chromosomes dans le méristème radiculaire de *Solanum tuberosum* et *Phaseolus vulgaris*. „La Cellule", Bd. XXII, 1904, p. 57.

4) La formation des chromosomes hétérotypiques dans la sporogenèse végétale, IV. La Microsporogenèse de *Drosera rotundifolia*, *Narthecium ossifragum* et *Helleborus foetidus*. „La Cellule", Bd. XXII, 1905, p. 141. Soeben erschienen.

5) Über das Kerngerüst. Botan. Zeitung 1899, p. 155.

6) Die Kernteilung bei *Fritillaria imperialis*, Recueil des trav. bot. Neerl. 1904, No. 2.

Teilungsschrittes sich abspielen. Was eine solche Vorstellung im voraus wahrscheinlich erscheinen ließ und daher zu ihrer Verbreitung beitrug, das waren bestimmte Erscheinungen, die während der Prophasen der heterotypischen Kernteilung sich sicherstellen ließen und übermäßige Beachtung fanden. Ein Zustand, den man als lockeren Knäuel auf jenem Entwicklungsstadium unterschied und der den Ausgangspunkt der meisten Beobachtungen zu bilden pflegte, wies im Innern der Kernhöhle einen ununterbrochenen Kernfaden auf, der erst weiterhin durch Querteilungen in einzelne Chromosomen zerlegt wurde. Der ununterbrochene Kernfaden müsse somit, so schien es, auch solchen andern Kernen zukommen, in welchen sein Nachweis Schwierigkeiten bereite, und so sei seine Wiederherstellung auch in den Tochterkernen anzunehmen, damit er sich in der Anaphase des nächsten Teilungsschrittes aus ihrem Gerüstwerk wieder heraussondern könne. — V. Grégoire und seine Schüler weisen nun bestimmt, weit sicherer jedenfalls, als es zuvor schon in einigen Fällen angestrebt worden war, nach[1]), daß eine Vereinigung der Chromosomen mit ihren Enden zu einem einzigen Kernfaden in den Tochterkernanlagen nicht erfolgt. Die einzelnen Chromosomen zeigen sich vielmehr durch seitliche Brücken vereinigt, welche zwischen ihnen ausgesponnen werden, und verwandeln sich durch Vakuolisierung ihrer Substanz in wabige Gebilde. Der Bau des ruhenden Kerns sei ein Ergebnis dieser Vorgänge, somit ein wabig-netzartiger. Die seitlichen Fäden zwischen den Chromosomen sollen rein passiv entstehen während des Auseinanderweichens, das auf die Zusammenballung an den Polen folgt. Die zähflüssige Beschaffenheit der Chromosomen führe zu ihrer Verklebung an den Berührungsstellen, so wie dann bei ihrer Trennung zu einer Dehnung dieser Verklebungsstellen zu Fäden. Dadurch kämen auch die zackigen Umrisse der Chromosomen zustande, während die hellen Flecken in ihrem Innern die Folgen ihrer Vakuolisierung seien.

In so inhaltsreichen Kernen, wie den der Wurzelspitze von *Trillium*, führt der geschilderte Vorgang alsbald zur Ausbildung eines Gerüstwerks, das annähernd gleichmäßig die Kernhöhle erfüllt. In inhaltsärmeren Kernen, so jenen, die Th. Martins Mano in den Wurzelspitzen von *Solanum tuberosum* und von *Phaseolus vulgaris* vor sich hatte, kommt es hingegen meist nicht zu einer

---

1) Ich verweise auf die Literatur, a. a. O. bei Grégoire und Wygaerts.

so gleichförmigen Ausgestaltung des Karyoplasten[1]). Es zeigt sein Gerüstwerk vielmehr dichtere Abschnitte, die durch inhaltsarme Zwischenräume getrennt werden, in welchen nur einzelne Fäden verlaufen. Man kann sich vorstellen, daß in solchen Fällen die gegenseitige Vereinigung der in wabige Körper verwandelten Chromosomen eine weniger vollständige sei. Freilich werden auch in inhaltsreicheren Kernen derartige Bilder zustande kommen, wenn die Vakuolisierung der Chromosomen nicht bis zu jener Grenze fortschreitet, die zu einer gleichmäßigen Ausfüllung der Kernhöhle nötig wäre.

Wo dichtere Teile im Netzwerk des ruhenden Kerns sich markieren, könnten diese, nach dem Vorausgegangenen, sehr wohl der Zahl der vorhandenen Chromosomen entsprechen. Daraus erklären sich die Angaben von O. Rosenberg, daß im Gerüstwerk ruhender Kerne von *Capsella Bursa pastoris* „ziemlich gleich große Körner" verteilt sind, deren Zahl mit jener der in den Mitosen auftretenden Chromosomen sich deckt. Eine solche Übereinstimmung trat ihm auch in den ruhenden Kernen der Samenschale von *Zostera* und den Kernen des Integuments eines halbreifen Samens von *Calendula* entgegen.

Doch ist es durchaus nicht notwendig, daß die Zahl der dichteren Partien im Gerüstwerk eines ruhenden Kerns mit der Zahl seiner Chromosomen sich wirklich decke, so beispielsweise nicht in den Kernen der Gewebe jener beiden Pflanzen, die ich zu eingehendem Studium auswählte, von *Galtonia candicans* und von *Funkia Sieboldiana*.

Zu der Wahl dieser beiden Pflanzen wurde ich durch ganz bestimmte Erwägungen veranlaßt. Ihre allotypischen[3]) Mitosen hatten mich gelehrt, daß ihre Chromosomen verschiedene Größe besitzen. So sollte zugleich mit den anderweitigen Aufgaben geprüft werden, ob auch bei der typischen Kernteilung die Chromosomen sich in verschiedener Größe und entsprechend ihrer durch den Befruchtungsvorgang bewirkten Verdopplung, für jedes Größenmaß in doppelter Zahl einfänden.

---

1) Für den Gesamtkörper des Kerns läßt sich wohl diese kurze Bezeichnung ähnlich brauchen, wie die schon eingebürgerten Protoplast und Cytoplast für Zellkörper und Zellplasma.

2) Über die Individualität der Chromosomen im Pflanzenreich. Flora 1904, Bd. 93, p. 254.

3) Vgl. wegen der Bezeichnung diesen Aufsatz p. 3.

Die Kerne der Gonotokonten von *Galtonia candicans* führen sechs größere und zwei kleinere Chromosomen, somit im ganzen deren acht und nicht sechs, wie ich früher irrtümlich angegeben hatte. Die Gonotokontenkerne von *Funkia Sieboldiana* weisen sechs große und achtzehn kleine Chromosomen auf.

Für das Studium der Kernstruktur leistet ganz entschieden die auch von Grégoire und seinen Schülern bevorzugte Färbung der Schnitte mit Eisenhämatoxylin nach Heidenhain die besten Dienste. Ich fand es am vorteilhaftesten, sie einer Fixierung der Objekte mit Chromosmiumessigsäure folgen zu lassen. Bei der Fixierung halten wir uns an die alte Flemmingsche Vorschrift, die aber, auf Grund langjähriger Erfahrung, die für Pflanzen geeignetste Form in unserem Institut angenommen hat. Auch das Heidenhainsche Eisenhämatoxylin-Verfahren haben wir für unsere Zwecke neuerdings etwas modifiziert und dadurch vornehmlich erlangt, daß ohne Benachteiligung des Ergebnisses die Manipulation statt mehrerer Tage nur einige Stunden dauert. Die aufgeklebten Paraffinschnitte kommen in den Wärmeschrank und verweilen dort $1^1/_2$ Stunden bei 52° C. Dann gelangen sie, noch warm, in Xylol und werden nach Beseitigung des Paraffins in Alkohol abgewaschen und mit Wasser abgespült. Es folgt eine etwa einstündige Behandlung mit käuflichem Wasserstoffsuperoxyd, wobei dessen Einwirkung kontrolliert und so lange fortgesetzt wird, bis die Schwärzung der Schnitte geschwunden ist. Nach dem Auswaschen mit Wasser tauchen wir sie etwa eine Stunde lang in eine 4% Lösung von schwefelsaurem Eisenoxydammon nach Heidenhain ein. Wieder wird einige Minuten lang in Wasser abgespült und etwa eine Stunde lang mit der von Grübler & Co. zu diesem Zweck bezogenen Hämatoxylinlösung gefärbt. Nochmals müssen die Schnitte mit Wasser abgewaschen werden und kommen von neuem in die 4%-Eisenammonlösung. Die Einwirkung dieser letzteren wird unter dem Mikroskop verfolgt und dann unterbrochen, wenn der gewünschte Grad der Differenzierung erreicht ist. Nochmals haben die Präparate Wasser und 90% Alkohol zu passieren, um hierauf durch Nelkenöl in Kanadabalsam zu gelangen. — Gleichzeitig mit der Untersuchung von Eisenhämatoxylinpräparaten wurde aber stets auch jene der mit Safranin-Gentiana-Violett-Orange gefärbten Schnittserien durchgeführt. Bei guter Differenzierung bietet sie für die Unterscheidung der Kernsubstanzen Vorteile, während sich anderseits die Bilder weniger scharf zeichnen.

Von der guten Dreifärbung verlangen wir, daß sie das Linin fast farblos, die Chromosomen purpurrot, die Nukleolen heller rot, die Spindelfasern hell violett uns vorführt. Mit ihrer Hilfe sind auch in den jüngsten Prophasen der Kernteilung schon erwünschte Färbungsdifferenzierungen zu erlangen.

Es ist eine bekannte, in unserer Literatur vielfach vermerkte Tatsache, daß die Kerne von Gewebezellen nicht immer während ihrer Teilung die erwartete Zahl von Chromosomen aufweisen. Man hat dieser Erscheinung bis jetzt keine große Bedeutung beigemessen, nahm wohl auch an, daß sie bei fortgeschrittener Arbeitsteilung auf den Schwund einzelner überflüssig gewordener Chromosomen in spezialisierten Geweben zurückzuführen sei. Um mit einer solchen Möglichkeit nicht rechnen zu müssen, wandte ich mich daher an ganz junge Samenanlagen, kaum gekrümmte Höcker, die zur Bildung der Integumente noch nicht geschritten waren. Hielt ich mich bei meinen Beobachtungen an die inneren Zellen dieser Höcker, so konnte ich sicher sein, dort Kerne vor mir zu haben, die innerhalb der zur Archesporbildung führenden Bahn lagen, somit durchaus vollwertig sein mußten. Zum Vergleich wurden außerdem aber auch Kerne der Plazenten, der Fruchtknotenwandung, junger Antherenanlagen und der Tapetenzellen der Antherenfächer herangezogen. Die jungen Blütenknospen, die das Material zu meinen Präparaten geliefert hatten, standen in so kräftiger Entwicklung, daß man in ihren Geweben nach einem Kern im vollen Ruhezustand oft lange suchen mußte. Wohl machen unter solchen Umständen auf alle Kerne sich Einflüsse geltend, die sie nicht zur Ruhe kommen lassen. Daß auch sonstige Reizursachen das Chromatin veranlassen können, sich an bestimmten Stellen des Gerüstwerkes anzusammeln, das lehrt das Verhalten der Tentakeln von *Drosera* bei entsprechender Fütterung der Blätter. Das Aussehen der Kerne wird dann ein solches, daß man die Prophasen einer Kernteilung vor Augen zu haben meint[1]).

Wirklich ruhende Kerne, die eine völlig gleichmäßige Ausbildung ihres Gerüstwerkes aufweisen, pflegen sich im frischen Zustande in pflanzlichen Gewebezellen als mehr oder weniger

1) Vgl. L. Huie, Changes in the Cell-organs of *Drosera rotundifolia*, produced by Feeding with Eggalbumen, Quart. Journ. of microsc. Science, Bd. 39, No. 3, 1897, Taf. 23, 24, und Further Study of Cytological Changes produced in *Drosera*, a. a. O., Bd. 42, 1899, Taf. 22, sowie O. Rosenberg, Physiol. cytolog. Unters. über *Drosera rotundifolia*. Upsala 1899, Taf. II.



deutlich feinpunktierte Gebilde darzustellen. Soweit Nukleolen in diesen Kernen sich unterscheiden lassen, scheinen sie unmittelbar das sie umgebende Gerüstwerk zu berühren, ohne von ihm durch jenen hellen Zwischenraum, den fixierte Präparate meist aufweisen, getrennt zu sein. Die ruhenden fixierten Kerne der Gewebe des Gynöceums von *Galtonia candicans* und von *Funkia Sieboldiana* sehen nach Chromosmiumessigsäure-Fixierung und Eisenhämatoxylin-Färbung so aus, wie es unsere Fig. 1 und 28, Taf. I, zeigen. Der ganze Nukleoplast stellt dann ein zartes Wabenwerk dar, in welchem die Grenzen der einzelnen Chromosomen durchaus nicht mehr zu erkennen sind, auch nicht Unterschiede zwischen wabigen Partien und den sie etwa verbindenden Fäden. Nukleolen von wechselnder Zahl und Größe liegen in runden Höhlungen dieses Wabenwerkes, gleichsam wie in Vakuolen. Eine nachweisbare Vakuolenwand trennt sie aber nicht vom Wabenwerk, dieses umgibt vielmehr als solches den Hohlraum, der, wie der Vergleich mit dem Leben lehrt, eben nur das Resultat von Zusammenziehungen bei der Fixierung ist. Will man annehmen, daß in einem solchen Kern die Chromosomen ihre Selbständigkeit bewahrt haben, so kann dies nur auf Grund anderweitiger Erfahrungen und theoretischer Gesichtspunkte geschehen; zu sehen ist davon auf diesem Zustande nichts. Daher auch Grégoire und Wygaerts nur indirekt auf das Fortbestehen der Individualität der Chromosomen im ruhenden Kern schließen und das in die Worte zusammenfassen: es sei wahrscheinlich, daß dieses Netzwerk, das aus der Aneinanderfügung der „réseaux élémentaires chromatiques“ hervorgeht, während der Ruhe diesen „charactère composite“ behalte, sodaß man es als eine „Association“ von alveolierten und retikulierten Chromosomen betrachten müsse.

Meine auf den Bau der ruhenden Kerne von *Galtonia* und *Funkia* (Fig. 1, 28, Taf. I) gerichteten Untersuchungen schließen die nach dem jetzigen Stand unseres Wissens theoretisch geforderte Annahme nicht aus, daß die Knotenpunkte des Wabenwerkes distinkte Einschlüsse führen. Den entscheidenden Nachweis hierfür zu erbringen hält natürlich schwer, denn auch die bei sorgsamer Differenzierung deutlich dunklere Färbung der Knotenpunkte könnte nur die Folge der stärkeren Substanzansammlung sein. Bei vollem Ruhezustande eines Kerns konnte in den von mir untersuchten Objekten die Ausbildung des Wabenwerkes, die Verteilung und Größe der Knotenpunkte eine so gleichmäßige sein, daß man,

bei Annahme geformter Einschlüsse in den Knotenpunkten, sich fragen konnte, ob diese Einschlüsse nicht maßgebend für die endlichen Grenzen der Substanzverteilung in ruhenden Kernen wären. Dann dürfte jeder Knotenpunkt nur einen geformten Einschluß führen. Dieser Gedanke schien zunächst seine Stütze zu finden in vorgenommenen Zählungen, die auf eine annähernd gleiche Menge von Knotenpunkten in den ruhenden Kernen, sowohl bei *Galtonia* als auch bei *Funkia*, hinzuweisen schienen, er konnte aber nicht standhalten gegenüber einer erweiterten kritischen Prüfung. Diese unternahm ich zunächst an den mit Scheitelzellen wachsenden Farnwurzeln, von der Erwägung ausgehend, daß der Vergleich der verschieden großen Kerne der Zellen ihrer Vegetationspunkte für die aufgeworfene Frage von Bedeutung sein könne. Den Größenunterschied, den die Kerne der Scheitelzelle und der jüngsten Segmente zeigen, vergegenwärtigt ein Blick auf die Figuren, die seinerzeit A. C. Hof[1]) von dem Vegetationspunkte von *Pteris gigantea* im hiesigen Institut entwarf. Die sehr gut fixierten und tingierten Präparate stehen mir jetzt noch, in gutem Erhaltungszustand, zur Verfügung. Falls die Knotenpunkte des Wabenwerkes im völlig ruhenden Kern die letzten geformten Einheiten in Einzahl bergen und durch letztere in ihrer eignen Zahl bestimmt werden, müßte ein völlig ruhender Kern der Scheitelzelle ein wesentlich lockereres Wabenwerk aufweisen, als ein etwa um die Hälfte kleinerer Kern einer angrenzenden, entsprechend kleineren Segmentzelle. Das trifft nun nicht zu, wobei auch die Knotenpunkte des Wabenwerks einen merklichen Größenunterschied nicht zeigen. Zu demselben Ergebnis wie bei Farnwurzeln führt auch die Untersuchung der Vegetationspunkte von *Dictyota dichotoma:* Einschränkung der Kerngröße der Scheitelzelle bei Bildung der Segmente um etwa ein Viertel des Durchmessers ohne entsprechende Änderung im Aussehen des ruhenden Kerngerüsts. Die noch auffälligeren Größenunterschiede zwischen den Kernen der Scheitelzellen und den aus ihnen erzeugten Gewebezellen, die uns bei einem solchen Objekt wie *Stypocaulon scoparium* und bei anderen Sphacelariaceen entgegentreten, werden ebenfalls nicht von gleichwertigen Verdichtungen des ruhenden Kerngerüstes begleitet[2]). Also können dessen Knoten-

1) Histologische Studien an Vegetationspunkten. Botan. Centralbl. Bd. LXXVI, 1898, p. 65, Taf. III.

2) Vgl. dazu Walter T. Swingle in: Cytologische Studien aus dem Bonner botanischen Institut. Zur Kenntnis der Kern- und Zellteilung bei den Sphacelariaceen. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXX, 1897, p. 312.

punkte nicht Aufschluß über die Gesamtzahl der Erbeinheiten erteilen, die sie einschließen, da diese schlechterdings nicht von Kern zu Kern sich ändern können. Die Zahl der Knotenpunkte im ruhenden Kern dürfte somit vornehmlich von der Menge der Grundsubstanz seines Gerüstwerkes abhängen, und die Verminderung, welche diese Substanz in den mit Scheitelzellen wachsenden Vegetationspunkten während der ersten Teilungsschritte erfährt, dafür zeugen, daß sie zum größten Teile nur Nährsubstanz sei. Da mit dem Sinken der Zahl der Knotenpunkte in dem Wabenwerk aufeinander folgender Kerngenerationen solcher Vegetationspunkte auch die Tingierbarkeit dieser Knotenpunkte nicht in gleichem Verhältnis wächst, so geht daraus weiter hervor, daß die geformten Einschlüsse, deren stärkere Tingierbarkeit wir annehmen, sehr klein sein müßten und so bedeutend an Masse gegen die Menge der Substanz des Gerüstwerkes zurückstehen, daß sich ihr Einfluß bei der Färbung noch immer nicht merklich geltend macht. Für diese Kleinheit der letzten geformten Elemente in der Substanz des Kerngerüstes schöpfte ich Beweismaterial auch aus dem Verhalten solcher Urmeristeme von Vegetationspunkten, deren Kerne auffallend substanzarm sind. Wir werden solche Kerne in den Vegetationskegeln der *Cytisus*-Arten später kennen lernen. Würden die besonderen Träger der erblichen Eigenschaften nicht sehr klein sein, so könnten sie in einem so substanzarmen Gerüst keinen Platz finden. Denn anzunehmen, daß ihre Zahl in solchen Fällen besonders gering sei, geht nicht an. Wir müßten nach alledem uns vorstellen, daß jeder Knotenpunkt im Wabenwerk eines ruhenden Kerngerüstes eine ganze Anzahl geformter Erbeinheiten einschließt. Aus der Zahl der Knotenpunkte des Wabenwerkes dürfen wir somit nicht auf die Zahl der vorhandenen Erbeinheiten schließen, möchten aber folgern, daß diese keinesfalls kleiner als die der Knotenpunkte des Wabenwerkes bei feinster Substanzverteilung sein könne.

Man könnte in gewissem Sinne dazu neigen, die Knotenpunkte im Wabenwerk eines ruhenden Kerns mit Bakterienkolonien zu vergleichen, die in Gallertmasse eingebettete Einzelbakterien, etwa runde Kokken, führen. Diese Kolonien würden durch dieselbe Gallerte zu einem Wabenwerk verbunden sein.

Außer jenen erwähnten Spaltungen der Merkmale in den Gonotokonten von Monohybriden, auf die schon hingewiesen wurde und die gebieterisch die Annahme distinkter Träger der erblichen Eigenschaften verlangen, fallen für diese Vorstellung als weitere

Stützen die Th. Boverischen Versuche[1]) schwer ins Gewicht, aus welchen nicht nur qualitative Verschiedenheiten der einzelnen Chromosomen des Kerns, sondern auch der einzelnen Abschnitte jedes Chromosoms sich ergeben. Zu derselben Anschauung führt auch das Verhalten der Chromosomen bei der Reduktionsteilung in solchen Kernen, die erkennbar verschiedene Chromosomen führen und in welchen die einander entsprechenden Chromosomen sich gegenseitig aufsuchen, um ihre gleichmäßige Verteilung auf die Tochterkerne zu sichern.

Die letzten geformten Träger der erblichen Eigenschaften, deren Existenz wir vom Boden der Erfahrung aus uns erschließen, dürften mit vollem Rechte, im Anschluß an die Hypothesen von Charles Darwin und Hugo de Vries[2]), als Pangene bezeichnet werden. Da wir aber guten Grund zu der Annahme haben, daß die „Chromatinkörner", die wir direkt zu sehen bekommen, noch nicht die letzten Erbeinheiten darstellen, so könnten wir sie nur als größere oder kleinere Pangenenkomplexe gelten lassen und ich möchte vorschlagen, sie als Pangenosomen zu bezeichnen. Diese Bezeichnung würde jedenfalls rationeller sein als die vielen jetzt üblichen.

In so tätigen Geweben, wie sie mir zur Untersuchung bei *Galtonia* und *Funkia* vorlagen, fehlte es, wie ich schon erwähnte, an Kernen im vollen Ruhezustande. Sie zeigten im allgemeinen ungleich starke Körnelung, veranlaßt durch Vereinigung der Pangene zu jenen verschieden großen Klümpchen (Fig. 2, 3, 29, 30, Taf. I), die ich soeben Pangenosomen zu nennen vorschlug. In den meisten Kernen lag ein gröberes Netzwerk vor, bestehend aus dichteren Stellen mit Chromatinansammlungen von stärkerer Tingierbarkeit, und aus inhaltsärmeren Zwischenräumen, locker durchsetzt von schwächer tingierbaren Lamellen und Fäden (Fig. 4, 5, 6, 32, Taf. I). Schickt ein solcher Kern zur Teilung sich an, so zieht er sein Gerüstwerk auf die dichteren Stellen noch stärker ein. Diese Stellen behalten zunächst unbestimmte Umrisse und weisen verschiedene Größen auf. Zählt man sie ab, so findet man wechselnde Verhältnisse von Fall zu Fall. Die zu demselben Chromosom gehörenden Pangenosomen sind eben noch nicht so deutlich miteinander verbunden und nicht bestimmt genug gegen andere abgegrenzt,

1) Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns, 1904, p. 26, 42.

2) Zuletzt in „Die Mutationstheorie", Bd. II, 1903, p. 682. Dort die Literatur.

um als Einheit erkannt zu werden. Doch bald darauf nehmen diese Ansammlungen eine bestimmte Form an, sie beginnen, sich als gewundene Bänder deutlich zu zeichnen (Fig. 7, 8, 9, 32, 33, 34, 35, Taf. I). In diesen Bändern fangen dann die Pangenosomen an, sich zu noch größeren Körperchen zu sammeln, die an manchen Stellen deutlich perlenschnurartig aneinander gereiht sind (Fig. 34, 35). Die einzelnen Bänder individualisieren sich immer mehr und nehmen allmählich die endgültige Gestalt von Chromosomen an (Fig. 10—13, 36—40). Dabei wird alles noch vorhandene Zwischengerüst auf diese Chromosomen eingezogen und ihre Umrisse geglättet. Außer ihnen sieht man nur noch die Kernkörperchen in der Kernhöhle. Die Tinktionsfähigkeit der Chromosomen ist mit der Verdichtung ihrer Bestandteile gewachsen. Meist zeigen sie ihrer ganzen Ausdehnung nach eine gleichmäßige Chromatinfärbung an, doch bei guter Differenzierung ist ihre Zusammensetzung aus aufeinander folgenden, durch hellere Lininbrücken verbundenen dunkleren Chromatinscheiben, die von den Pangenosomen gebildet worden sind, zu erkennen (Fig. 11, 12, 13, 37, 38, Taf. I). Die Anordnung der Chromosomen an der Kernwandung ist oft eine solche, daß sich ein Pol und ein Gegenpol an der Kernfigur, wie solche einst von Carl Rabl in den Geweben der Salamandralarve unterschieden wurden[1]), erkennen lassen (Fig. 11 *a* u. *b*, 12, 13, 39). Diese Pole entsprechen, ihrer Orientierung nach, der Pol- und Äquatorialseite des Kerns bei seiner Entstehung. Sie stützen, neben vielen andern Gründen, die Annahme des Fortbestehens der Individualität der Chromosomen im ruhenden Kerngerüst. — Alsbald wird die Längsspaltung in den Chromosomen kenntlich und beruht zweifellos auf einer Teilung der Chromatinscheiben. Sie erfolgt senkrecht zu der Ebene, in der sich die Chromosomen zuvor schon abgeflacht zeigten. Ist sie vollzogen, so hört die Unterscheidungsmöglichkeit der einzelnen Chromatinscheiben auf, und es zeichnet sich dann der Längsspalt im Chromosom, mit größerer oder geringerer Deutlichkeit, nur noch als helle Linie. Besonders kenntlich pflegt letztere im Stadium der Kernplattenbildung zu sein (Fig. 14, 15, 16, 17, 43, 44, 46, Taf. I).

Wir sahen, daß die Sonderung der Chromosomen aus dem Gerüstwerk in den Gewebekernen von *Galtonia* und *Funkia* nicht, der bisher herrschenden Annahme gemäß, in der Form eines

1) Über Zellteilung. Morph. Jahrbuch, Bd. X, 1884, p. 230.

einzigen, ununterbrochenen, sich dann erst segmentierenden Fadens erfolgt, vielmehr gleich in getrennten Stücken. Es ist das Verdienst Grégoires und seiner Schüler, diesen Vorgang neuerdings klargelegt zu haben.

Anderseits nehmen Grégoire und seine Schüler an, daß die Chromosomen nur von chromatischer Substanz gebildet seien und ihre Längsteilung auf der Spaltung, nicht von Chromatinscheiben, sondern eines gleichförmigen chromatischen Bandes beruhe, und darin kann ich ihnen nicht folgen. Sollten über diesen Punkt, bei dem einen oder andern vegetativen Kern, Zweifel fortbestehen können, so müßten diese bei der Wahl anderer geeigneter Objekte schwinden, vor allem beim Studium der Reduktionsteilung in den Gonotokonten, wo diese Verhältnisse oft so klar zutage treten, wie es die Figuren 23, 25, 27 und 28 auf Tafel II des folgenden Aufsatzes zeigen. So liegt denn kein Grund vor, von jener Vorstellung über den Aufbau der Chromosomen hier abzugehen, zu welcher schon die frühesten Forscher auf dem neu erschlossenen Gebiete der karyokinetischen Forschung gelangt waren[1]). Zu gleicher Zeit, wo Grégoire und seine Schüler die Zusammensetzung der Chromosomen aus distinkten Teilen bestreiten, veröffentlicht übrigens auch Mabel L. Merriman eine Untersuchung über das Verhalten der sich teilenden Kerne in der Wurzelspitze von *Allium* und beschreibt dort überall durch Linin verbundene Chromatinkörner in den Chromosomen, freilich in sehr eigener tetraedrischer Verteilung[2]). So auch erhalte ich soeben einen Aufsatz von Wladimir Karpoff über die Kernteilung in der Wurzelspitze von *Vicia Faba*, in welchem er ebenfalls mit Nachdruck die beiden Substanzen in den Chromosomen unterscheidet und die hohe Bedeutung der „Chromatinscheiben" betont[3]).

Die im Tier- und Pflanzenreich übereinstimmend wiederkehrende Erscheinung, daß die Körnchen des Kerngerüstes zu Einheiten höherer Ordnung innerhalb der Chromosomen vereinigt sind, legt die Vorstellung nahe, daß auch diesen Einheiten eine allgemeinere

1) Zuerst W. Pfitzner in seiner Arbeit über den feineren Bau der bei der Zellteilung auftretenden fadenförmigen Differenzierungen des Zellkerns. Morpholog. Jahrbuch, Bd. VII, 1881, p. 289.

2) Botan. Gazette, Bd. XXXVII, 1904, p. 178. Ein Schema hierzu wird p. 198 entworfen.

3) La Caryocinèse dans les sommets des racines chez la *Vicia Faba*. Russisch mit französischem Resümee. Unters. aus dem mosk. landwirt. Institut, Bd. I, 1904.

Bedeutung zukommt. Es ließe sich denken, daß es eine bestimmte Wahlverwandtschaft ist, die über die Zusammenfügung der Pangenosomen zu solchen Einheiten entscheidet. Wäre das der Fall, so ließe sich die Abhängigkeit leichter begreifen, welche gewisse Merkmale im Organismus voneinander zeigen. Ich möchte auf diese höhere Stufe der Pangenverbände die von Weismann stammende Bezeichnung Ide anwenden. Ich glaube das tun zu dürfen, da der Name Ide von der Bezeichnung Idioplasma abgeleitet ist, die Nägeli der Vererbungssubstanz gab. Außerdem handelt es sich dabei auch tatsächlich um die nämlichen Einheiten im Chromosom, die Weismann im Sinne hatte[1]), wenn er auch mit ihrem Begriff etwas andere Vorstellungen als die hier entwickelten verband.

Sowohl die Iden der typischen als auch der allotypischen Kerne entsprechen einander in ihrer Größe. Wo Größenunterschiede sich dem Beobachter darbieten, steht er vor der Entscheidung, ob sie als solche wirklich bestanden haben oder der Einwirkung der Reagentien zuzuschreiben sind.

Wie bei anderen typischen Kernteilungsvorgängen ging auch bei den beiden hier in Betracht kommenden Objekten die Anlage der Kernspindel von zwei gegenüber liegenden Stellen der Kernoberfläche aus und war mit Kappenbildung verbunden[2]). Die Kappenbildung (Fig. 36—38, Taf. I) tritt bei Eisenhämatoxylinfärbung nur wenig hervor, bleibt in diesem Falle überhaupt nur schwach und soll hier daher nicht weiter erörtert werden.

Sobald die Sonderung der Chromosomen vollzogen ist, versucht man es, letztere zu zählen. Die Zählungen können, falls nötig, sich über mehrere Lamellen desselben Kerns in den Schnittserien erstrecken, da es nicht schwer hält, die nämlichen Zellen in den aufeinander folgenden Schnitten von Samenanlagen wiederzufinden. Bei *Galtonia* waren zwölf große und vier kleine Chromosomen zu erwarten. Es gelang auch nicht selten, diese Zahl sicherzustellen, öfters war das aber nicht möglich, und dann schien es besonders an den kleinen Chromosomen zu fehlen. Bei *Funkia* denkt man 12 große und 36 kleine Chromosomen antreffen zu müssen, man bringt diese Zahl aber niemals zusammen[3]), kommt vielmehr nicht

1) Das Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung, 1892, p. 90.

2) Über Reduktionsteilung, Spindelbildung usw., p. 112. Dort die Literatur.

3) Das war mir schon früher aufgefallen. Vgl. Reduktionsteilung, Spindelbildung usw. 1900, p. 45.

über 24 hinaus und vermißt im besonderen wieder die kleinen Chromosomen.

Da ich die Zählungen vornehmlich an Kernen ausführte, die innerhalb der Keimbahn lagen, so drängte sich gleich die Frage auf, wie denn solche Befunde mit der Annahme eines Fortbestehens der Individualität der Chromosomen in Einklang zu bringen seien.

Ich setzte meine Zählungen in den Kernplatten, bei Polansicht (Fig. 16, 17, 46, Taf. I), und in den Anaphasen, bei noch getrennten Chromosomen, fort (Fig. 19, 20, 21, 22, 47, 50, Taf. I), doch änderte sich nicht das Ergebnis. Bei *Galtonia* waren zwölf Chromosomen besonders oft vertreten (Fig. 19, 20), manchmal sogar nur acht; nicht selten fand sich aber auch die theoretisch erwartete Zahl vor, somit zwölf große und vier kleine Chromosomen (Fig. 16, 17, 21, 22). Die vier kleinen pflegten sich an das Innere der Kernplatte zu halten (Fig. 16, 17). Bei *Funkia* blieb es ziemlich konstant bei der Zahl 24 (Fig. 46), und so kleine Chromosomen, wie sie die heterotypische Kernplatte aufweist (Fig. 132, Taf. V), waren nicht vorhanden. In der heterotypischen Kernplatte der Pollenmutterzellen von *Funkia Sieboldiana* (Fig. 132, Taf. V) sind die sechs großen, in ihrer Größe annähernd übereinstimmenden Chromosomen peripherisch angebracht, die 18 kleinen bilden das Innere der Figur[1]); in der typischen Kernplatte der Gewebezellen derselben Pflanze sind Größenunterschiede der Chromosomen zwar auch vorhanden, doch nicht so ausgeprägt, daß man auf ihr Verhalten Kategorien begründen könnte. Im allgemeinen scheint es, als ob die größeren Chromosomen die Peripherie der Kernplatte bevorzugten (Fig. 44, 46), doch strecken sie nur vereinzelt ihre Enden nach außen vor, erscheinen vielmehr mannigfach verkrümmt und gegen den einen oder den andern Spindelpol emporgerichtet. Die inneren Chromosomen verlaufen auch in den mannigfaltigsten Richtungen, drängen sich durcheinander und decken sich zum Teil gegenseitig, so daß die Kernplatte vielfach wie ein dichtes Flechtwerk erscheint, in welchem die einzelnen Chromosomen sich nicht mehr verfolgen lassen und somit ihre Zählung unmöglich wird (Fig. 44, Taf. I). Ein solches Zusammendrängen der Chromosomen erklärt sich in dem Meristem der Samenanlagen aus den geringen Raumverhältnissen; doch auch in sich teilenden Zellen der Frucht-

---

1) Wie auch meine älteren Figuren bereits zeigen, Über Reduktionsteilung, Spindelbildung usw., Taf. II, Fig. 78.

knotenwandung, die eine weit bedeutendere Größe aufweisen und wo der nötige Raum somit zur Verfügung steht, ist die Kernplatte vielfach kaum lockerer gebaut.

Bemerkt sei hier im Anschluß, daß auch in den von Grégoire und Wygaerts studierten Meristemen der Wurzelspitze von *Trillium grandiflorum* die theoretisch geforderte Zahl von Chromosomen allem Anschein nach nicht eingehalten wird. Sie müßte zwölf betragen, da die Gonotokonten derselben Pflanze sechs Chromosomenpaare in der heterotypischen Teilung aufweisen[1]). Im allgemeinen findet man aber weniger Chromosomen in den Kernen der Wurzelspitze vor. Auch die Grégoire-Wygaertsschen Figuren, beispielsweise ihre Figur 3, in welche die tiefer liegenden Chromosomen mit eingetragen sind, lassen auf weniger als zwölf Chromosomen schließen. Grégoire-Wygaerts haben Zählungen nicht vorgenommen. In dem Abschnitt über „Autonomie des Chromosomes" wird nur auf die „constance assez régulière du nombre des bâtonnets" hingewiesen, die neben andern Erscheinungen für die Autonomie der Chromosomen zeuge. Im übrigen verweisen die Autoren in dieser Frage auf spätere Untersuchungen[2]).

Es ist klar, daß im Hinblick auf die hier für die Kerne der Samenanlagen von *Galtonia* und *Funkia* sichergestellten Tatsachen es nicht mehr angeht, die unbeständige Zahl von Chromosomen in typischen Kernen, die zahlreichen Beobachtern schon auffiel, durch Annahme eines beliebigen Schwundes einzelner Chromosomen ihrer theoretischen Bedeutung entkleiden zu wollen. Denn es stimmt, wie unsere Objekte uns lehrten, die Zahl auch dort nicht, wo ein Fehlen einzelner Abschnitte der Nukleoplasten ausgeschlossen erscheint. Da nun anderseits die Vorgänge, die sich bei jedem Teilungsschritt abspielen, dem Beobachter die Überzeugung aufdrängen, daß es dauernd die nämlichen Chromosomen sind, die aus dem Ruhezustand hervortreten, so muß er nach einer andern Erklärung für das auffällige Zahlenverhältnis suchen. Am nächsten liegt die Annahme, daß einzelne Chromosomen mit ihren Enden vereinigt bleiben. Das Verhalten von *Galtonia*, bei der die Samenanlagen innerhalb einander entsprechender Zellenzüge neben der herabgesetzten auch die volle Zahl der Chromosomen zeigen, läßt

1) George Francis Atkinson, Studies on Reduction in Plants. Bot. Gazette, Bd. XXVIII, 1899, p. 12, und J. M. Coulter u. C. J. Chamberlain, Morphology of Angiosperms, 1903, p. 81.

2) a. a. O., p. 58.

eine andere Auffassung dieser Verschiedenheit kaum zu. Es könnten möglicherweise die einander entsprechenden väterlichen und mütterlichen Chromosomen sein, die sich in solchen Fällen verbunden hätten. Daß sie eine Wahlverwandtschaft zueinander besitzen, das lassen sie, zum mindesten während des heterotypischen Teilungsvorganges, deutlich erkennen. Bei *Funkia* scheint hingegen die nur annähernd die Hälfte der erwarteten betragende Zahl der Chromosomen, die uns entgegentrat, nicht auf Verschmelzungen zu beruhen. Denn K. Miyake fand die Zahl der in die Synapsis der heterotypischen Teilung von *Funkia* eintretenden Chromosomenpaare geringer als 24 (Fig. 113—116, Taf. V); möglicherweise betrug sie sogar nur zwölf Paare, wie sie verschiedene Liliaceen auch sonst aufweisen. Mir selbst fiel, unabhängig davon, beim Studium der Pollenmutterzellen derselben *Funkia* die nachträgliche Querteilung zuvor gesonderter längerer Chromosomenpaare in kürzere auf. Es würde sich somit bei *Funkia* im wesentlichen nicht um die Vereinigung von Chromosomen in den typischen Kernen, als vielmehr um die Zerlegung einer Anzahl von Chromosomenpaaren in kürzere Abschnitte in den heterotypischen Kernen handeln. Dadurch mag erreicht werden, daß in der heterotypischen Kernplatte unter den gegebenen Raumverhältnissen eine erwünschte Sonderung der gepaarten Elemente zustande kommt (Fig. 132, Taf. V), während sich in den typischen Kernen die langen Chromosomen auf entsprechendem Stadium verflechten (Fig. 44, 46, Taf. I).

Was mich im besondern bestimmt hatte, Pflanzen mit ungleich großen Chromosomen für das Studium typischer Kernteilungen zu wählen, war die Hoffnung, daß sie in ihren Kernen einigen Aufschluß über die Verteilung der Chromosomen beider Eltern erteilen könnten. In dieser Hoffnung wurde ich auch nicht getäuscht. Ich habe zu oft in den Geweben von *Galtonia*, und noch häufiger von *Funkia*, in vorgerückten Prophasen gleich große Chromosomen in Paaren nebeneinander liegen sehen, als daß es sich nur um zufällige Erscheinungen dabei hätte handeln können. Im besondern möchte ich als Stütze für diese Angabe auf meine Figuren 12 und 13 von *Galtonia*, 37 bis 40, Taf. I, von *Funkia* hinweisen. Auch die Polansichten der typischen Kernplatten von *Galtonia* zeigen die kleinen Chromosomen einander genähert. Daraus möchte ich den Schluß ziehen, daß die elterlichen Chromosomen in den Kernen der sporophyten Generationen nicht zwei gesonderte Gruppen

bilden, daß vielmehr die homologen Chromosomen in gegenseitiger Nähe sich befinden. Es ließe sich denken, daß dies ihr Zusammenwirken förderte.

Doch wird man gegen diese Vorstellung jene Angaben anführen, die über das getrennte Fortbestehen der beiden elterlichen Kerne in den Kernen des Abkömmlings berichten [1]). Soweit ich es zu übersehen vermag, handelt es sich aber in solchen Fällen nur um ein Verhalten, das sich auf die Keimbahnen bestimmter Tiere, so einiger Copepoden und von Crepidula, beziehen, somit um Angaben, die nicht ohne weiteres eine Verallgemeinerung gestatten. Denn es wäre immerhin denkbar, daß in der frühzeitig abgegrenzten Keimbahn der Tiere es nicht auf eine solche Wechselwirkung der Chromosomen wie in den somatischen Zellen ankäme, da doch in einer Keimbahn die vorhandenen Anlagen nicht zur Entfaltung kommen, ihre Wechselwirkung somit auch nicht notwendig erscheint. Da bei den Pflanzen besondere Keimbahnen nicht ausgebildet werden und die Urmeristeme schwerlich als solche gelten können, so sind auch die Bedingungen nicht gegeben, für welche ähnliche Verhältnisse, wie die für tierische Keimbahnen behaupteten, in Betracht kommen könnten. Um übrigens diese Ansicht direkt zu prüfen, sah ich alle mir zugänglichen Abbildungen, die in Betracht kommen konnten, auf das Verhalten der beiden elterlichen Kerne während der ersten Teilungsschritte der Keimanlagen höherer Pflanzen durch. Soweit nun überhaupt diesbezügliche Figuren vorliegen, zeigen sie die erste Kernspindel des befruchteten Eies schon einheitlich ausgestaltet. Einer solchen Spindel geht, so wie es bestimmte Abbildungen von Guignard [2]) für *Lilium Martagon* beispielsweise zeigen, ein deutlich doppeltes Knäuelstadium voraus. Doch von diesem Doppelwesen ist weder in den weiteren Stadien der ersten Teilung, noch in den folgenden Teilungsschritten etwas zu erkennen [3]). Ich selbst hatte die erste Teilung, sowie spätere Teilungsschritte, in den Keimanlagen von *Iris sibirica* und von *Triticum vulgare* vor Augen, ohne, nach vollzogener Vereinigung der Geschlechtskerne, etwas anderes als einheitliche Bilder zu sehen. Bei *Galtonia* und *Funkia* gelang es mir nicht, die ge-

1) Valentin Häcker, Über das Schicksal der elterlichen und großelterlichen Kernanteile, 1902, p. 25.

2) Étude sur les phenomènes morphologiques de la Fécondation. Bull. de la soc. bot. de France, Bd. XXXVI, 1890, Taf. IV, Fig. 26.

3) Die darauf folgenden Abbildungen derselben Tafel.



wünschten Teilungsstadien in solcher Vollständigkeit zu erlangen, wie sie zur Fällung eines Urteils nötig gewesen wäre. Im Hinblick auf die ungleiche Größe der Chromosomen hätte ich die Untersuchung hier besonders gerne durchgeführt, doch versagte das Material, das mir in weit größeren Mengen, als vorgesehen war, hätte zur Verfügung stehen müssen, wegen des schlechten Keimansatzes bei diesen Pflanzen. Was Valentin Häcker[1]) an Beispielen aus dem Pflanzenreich zusammenstellt, um das getrennte Fortbestehen der elterlichen Kerne auch bei ihnen zu stützen, bezieht sich im wesentlichen nur auf Fälle, wo zwei mehr oder weniger symmetrisch gelagerte Nukleolen in den Kernen abgebildet sind. Daß zwei Nukleolen an sich weder durch ihr Vorhandensein, noch durch ihre Verteilung über die Anordnung der Chromosomen Aufschluß erteilen, erhellt zum Teil schon aus den von Häcker wiedergegebenen Bildern. So reproduziert Häcker, nach Ishikawa, Pollenmutterzellen mit zwei Nukleolen im Kern gerade in jenem Stadium der Prophase der Reduktionsteilung, in welcher die elterlichen Chromosomen paarweise vereinigt sind. — In den Kernen junger Keimanlagen mag in der Tat die Zweizahl der Nukleolen manchmal der Ausdruck dafür sein, daß die Nukleolen der elterlichen Kerne sich gesondert rekonstruierten. Daß aber in solchen Fällen auch die elterlichen Chromosomen sich gesondert in zwei Gruppen halten sollten, ist nicht anzunehmen. — Allein es gibt tatsächlich im Pflanzenreich ein Beispiel, wo letzteres der Fall ist. Nach Margaret C. Ferguson[2]) sieht man nämlich im befruchteten Ei von *Pinus Strobus*, auch in den Prophasen des zweiten Teilungsschrittes, zwei Knäuel getrennt nebeneinander auftreten. Für den dritten im unteren Ende (dem morphologischen Scheitel) des Eies sich vollziehenden Teilungsschritt soll ähnliches gelten. Bei anderen Koniferen sind solche Erscheinungen bisher nicht beschrieben worden, vielmehr nur, so wie bei Angiospermen, die gesonderte Bildung der Knäuel in den beiden zur Vereinigung kommenden Geschlechtskernen. Auch in dem Fall von *Pinus Strobus* tritt die erste Kernplatte gleich als ein einheitliches Gebilde auf, und nicht anders verhalten sich die ihr folgende Anaphase und Telophase; doch die getrennte Ausgestaltung von zwei Knäueln in den Pro-

1) a. a. O., p. 57 ff.

2) Contributions to the knowledge of the life history of *Pinus*, with special reference to sporogenesis, the development of the Gametophytes and fertilization. Proceed. Wash. Acad. of Sc., Bd. VI, 1904, p. 121, 123, 125 u. Taf. XX, XXI u. XXII.

phasen des nächsten Teilungsschrittes beweist, daß sich beide Kerne trotzdem nicht durchdrungen haben. Dieses Verhalten von *Pinus Strobus* ist im übrigen unschwer zu begreifen. Folgen doch im Cytoplasma seiner Eier, ohne von Zellteilungen zunächst begleitet zu sein, mehrere Kernteilungen aufeinander, bevor es zur eigentlichen Keimanlage kommt. Für letztere dürfte aber erst der formative Einfluß der Chromosomen in Betracht kommen. Es ist bei sonstigen Übereinstimmungen wohl möglich, daß der Fall von *Pinus Strobus* unter den Gymnospermen nicht vereinzelt bleibt.

Eigenartig verhalten sich gewisse Abteilungen der Pilze, die man veranlaßt wird, hier in Vergleich zu ziehen. So sind es in erster Linie die Uredineen, die zwei Zellkerne in ihren Zellen führen und eine Verschmelzung dieser Kerne in den Teleutosporen aufweisen. Die Teleutospore wächst zur Protobasidie aus und bildet einkernige Sporen (Sporidien). Aus letzteren gehen Mycelien mit einkernigen Zellen hervor und erst in der Aecidie stellt sich der zweikernige Zustand wieder ein, um bis zur Teleutosporenbildung auszuharren. Nach Vernon H. Blackman[1]) soll er dadurch zustande kommen, daß in bestimmten plasmareichen Zellen einer Aecidiumanlage ein zweiter Kern aus einer angrenzenden Zelle durch die Wand hindurch eindringt. Blackman stellt sich vor, daß dieser Vorgang an Stelle der Befruchtung durch Spermatien, die funktionslos wurden, getreten ist, und daß er die Befruchtung vertrete. Will man diese Vorstellung gelten lassen, so hätte man das Bild einer den früheren Sporophyten ersetzenden Generation vor Augen, durch welche die Kerne des Gametophyten wirklich getrennt hindurchgehen. Auf die Verschmelzung der Kerne in der Teleutospore soll nach längerer Ruhezeit eine Reduktionsteilung folgen[2]), die freilich in ihren Einzelheiten noch sicherzustellen wäre. Gestützt wird die Annahme, daß sie wirklich erfolge dadurch, daß eine zweimalige Teilung, die zur Bildung von vier Sporidien führt, sich ihr anschließt, so wie man es auch sonst nach einer Reduktionsteilung zu sehen gewohnt ist. — Vom Standpunkt der Autonomie der Chromosomen, wie wir sie hier vertreten, ist es klar, daß, wenn irgendwo im Entwicklungsgang eines Organismus eine Verdopplung der Chromosomenzahl erfolgte, ein Reduktionsvorgang auch unausbleiblich wird, da sonst eine sich

1) On the Fertilization, Alternation of Generations, and General Cytologie of the *Uredineae*. Annals of Bot., Bd. XVIII, 1904, p. 323. Dort p. 324 die ältere Literatur.

2) Blackman, a. a. O., p. 344 u. a. m.

wiederholende Verdopplung der Chromosomen, oder, wie ich es lieber ausdrücken möchte, der Pangene, stattfinden müßte. So gibt René Maire[1]) an, daß auch in den Autobasidien der höchst entwickelten Basidiomyceten auf die Verschmelzung der Kerne eine Reduktionsteilung folgt und die vier Kerne für die Sporen durch zwei rasch aufeinander folgende Teilungsschritte entstehen. Das Mycel, das aus den einkernigen Sporen hervorgeht, wird auf bestimmten späteren Entwicklungszuständen beginnender Verfilzung (à la formation des premiers feutrages)[2]) zweikernig und die Vorgänge, die zu dieser Zweikernigkeit führen, mögen das sein, was einer einstigen Befruchtung entspricht. Auch René Maire drückt sich dahin aus, daß der einzige Vorgang bei den Basidiomyceten, der mit Befruchtung verglichen werden könnte, in der Bildung des ersten oder der ersten „Synkarions", der doppelkernigen Zellen besteht[3]). Dieser Zustand hält bis zu den Basidien an, in deren Innerem die Verschmelzung der beiden Kerne vor sich geht. — Es liegt dem Anschein nach bei den Basidiomyceten eine sich immer mehr steigernde Verwischung des einst vorhandenen Generationswechsels, in welchem Sporophyten mit einfacher und Gametophyten mit doppelter Chromosomenzahl abwechselten, vor. Auffällig erscheint das ausgeprägte Getrenntbleiben der Kerne, die sich in der ganzen einstigen gametophyten Generation erhält und vielleicht die Folge einer geringeren Affinität der Kerne ist, die hier in dieselbe Zelle gelangten. Aus dem Verhalten dieser Kerne aber, mit Blackman[4]), den Schluß zu ziehen, daß in allen Sporophyten die Chromosomen eines jeden der beiden von den Eltern abstammenden Kerne zu einer besonderen Gruppe vereint bleiben, geht nicht an; wir haben gesehen, daß wichtige Gründe gegen eine solche Annahme sprechen.

Wohl aber könnte es sein, daß ähnliche Verhältnisse wie bei den Basidiomyceten in bezug auf die Geschlechtskerne bei den Ascomyceten bestehen. Es würde das die Vorgänge, die sich in deren Ascus abspielen, zum mindesten verständlicher machen. Für eine Anzahl von Ascomyceten ist seit Rob. A. Harper[5]) ein in

1) Recherches cytologiques et taxonomiques sur les Basidiomycetes. Bull. de la soc. Mycol. de France, Bd. XVIII, 1903, p. 125 ff., 190, Taf. IV, V.

2) a. a. O., p. 182, 190.

3) a. a. O., p. 202.

4) a. a. O., p. 350.

5) Die Arbeit, die hierfür den Ausgangspunkt bildet, ist „Die Entwicklung des Peritheciums bei *Sphaerotheca Castagnei*" in den Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch.

seinen Äußerungen normal erscheinender Befruchtungsvorgang sichergestellt, der zur Vereinigung von zwei Kernen in dem Oogonium führt. Ob aber die Chromosomen der beiden so vereinten Kerne auf der Bahn, die zur Ascusbildung führt, nicht etwa als gesonderte Gruppen erhalten bleiben, um im Ascus als zwei selbständige Kerne einander gegenüberzutreten und hierauf zu verschmelzen, wäre noch zu erwägen und direkt zu prüfen. Nach dem Vorbild der Basidiomyceten erscheint so etwas denkbar. Rob. A. Harper schrieb bereits in seiner zweiten Arbeit „Über das Verhalten der Kerne bei der Fruchtentwicklung einiger Ascomyceten" in dieser Hinsicht nieder[1]): Ich bin nicht der Annahme abgeneigt, daß bei den Teilungen des befruchteten Eies im jungen Ascogon die männlichen und weiblichen Chromosomen in getrennten Gruppen an der Spindel vorkommen, allerdings bei der Kleinheit dieser Teilungsfigur habe ich noch keine bestimmten Schlüsse in bezug auf diesen Punkt gewinnen können". Ein Reduktionsvorgang wäre nach der Verschmelzung der Kerne im Ascus, bei Einleitung der Ascosporenbildung, zu erwarten, doch die vorhandenen Untersuchungen geben darüber noch keinen Aufschluß[2]). — Eine andere Erwägung drängt sich mir hier außerdem auf. Vernon H. Blackman zählt die Gründe auf[3]), die ihn bestimmen, die von Möller „Pykniden" genannten Gebilde bei den Uredineen für Spermogonien, ihre Pyknosporen für Spermatien zu halten. Letztere führen einen Zellkern und sehr wenig Cytoplasma, wie es bei Spermatien zu sein pflegt. Ihre Funktion sollen sie aber eingebüßt haben. Von den ganz ähnlichen Gebilden bei Flechten wird von Stahl[4]), Erwin Baur[5]) und Otto V. Darbshire[6]) entschieden behauptet,

---

1895, p. 475. Die letzte Arbeit auf diesem Gebiete, in welcher auch alle Literatur sich zusammengestellt findet, ist die von P. Claussen, Zur Entwicklungsgeschichte der Ascomyceten, Boudiera. Bot. Ztg., Originalabh. 1905, p. 1.

1) Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXIX, 1895, p. 677.

2) Robert A. Harper, Sexual Reproduction in *Pyronema confluens* and the Morphology of the Ascocarp. Ann. of Botany, Bd. XIV, 1900, p. 396.

3) a. a. O., p. 346.

4) Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Flechten, Heft I. Über die geschlechtliche Fortpflanzung der Collemaceen, 1877.

5) Zur Frage nach der Sexualität der Collemaceen, Ber. d. Deutsch. bot. Gesellsch. 1898, p. 363; Die Anlage und Entwicklung einiger Flechtenapothecien, Flora, Bd. 88, 1901, p. 319; Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Flechtenapothecien, I, Bot. Ztg. 1904. Originalabhandlungen p. 21.

6) Über die Apothecienentwicklung der Flechte *Physcia pulverulenta*. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXIV, 1900, p. 329.

daß sie Spermatien sind und die Karpogone, aus welchen die Askusfrüchte hervorgehen, befruchten. Diese Behauptung wird aufrecht erhalten, ungeachtet es Alfred Möller[1]) und Brefeld[2]) gelang, diese Gebilde, die sie „für ungeschlechtliche, ganz gewöhnliche, aber sehr kleine, fast rudimentäre Konidien" halten, zur Keimung zu bringen. Die Keimung dieser „Konidien" beginnt bei *Collema microphyllum*[3]) erst nach einem Monat in Nährstofflösungen und im Verlauf eines zweiten und dritten Monats haben sie nur winzige Fortsätze getrieben. Die „Pyknosporen" anderer Flechten keimen auch wohl leichter und es läßt sich eine aufsteigende Reihe zunehmender Keimfähigkeit zusammenstellen. — Die Pykniden und Pyknosporen treten uns auch bei vielen Askomyceten entgegen, in verschiedener Ausgestaltung, zum Teil solcher, in der sie sich bestimmten Konidienformen nähern[4]). Ihre Keimfähigkeit wächst dementsprechend. — Auffällig erscheint es, daß, während bei Askomyceten die Befruchtung des Oogoniums durch einen Hyphenast, der sich seinem oberen, unter Umständen trichogynartig verlängerten Ende anlegt und als Antheridium abgrenzt, vollzogen wird, bei den Flechten Spermatien mit dem Karpogon kopulieren, um die Anlage einer ganz entsprechenden Askusfrucht zu veranlassen. Das erweckt in mir die Vorstellung, daß auch bei den Askomyceten die „Pyknosporen" einst Spermatien hätten sein können und daß der Vorgang der Befruchtung, wie er sich jetzt dort vollzieht, eine sekundäre Einrichtung ist, die an Stelle der einstigen Spermatienbefruchtung trat. Von einem solchen Standpunkte aus dürfte es zunächst begreiflicher erscheinen, daß auch zahlreiche Askomyceten mit Pykniden ausgestattet sind; außerdem würde er eine gewisse Analogie schaffen zwischen jenen Vorgängen, welche die heutigen Askomyceten in ihrer Befruchtung darbieten und jenen, die nach Vernon H. Blackman an die Stelle der ursprünglichen Befruchtung bei den Uredineen getreten sind. Für die einstigen Spermogonien, soweit sie ihre ursprüngliche Funktion einbüßten, die aber weiter fortbestehen und keimfähige Pykniden erzeugen, müßte Funktionswechsel an-

---

1) Über die Kultur flechtenbildender Ascomyceten ohne Algen. Unters. aus dem bot. Inst. d. kgl. Akad. zu Münster i. W. 1887, und Über die sogenannten Spermatien der Ascomyceten. Bot. Ztg. 1888, p. 421.

2) Unters. aus dem Gesamtgebiet der Mykologie, VII. Heft, 1888, p. 61, Anm., u. Heft X, 1891, p. 285, 291, 345.

3) Alfred Möller, Bot. Ztg. 1888, p. 425.

4) Brefeld, a. a. O., Heft X, 285, 291.

genommen werden. Weil es nicht immer gelang, diesen durchzuführen, schwanden die Spermogonien in entsprechend vielen Fällen, so in der Entwicklungsreihe der Autobasidiomyceten, vollständig. — Daß durch die hypothetische Annahme einer den Vorfahren der Asko- und Basidiomyceten gemeinsam zukommenden Spermatienbefruchtung eine einheitliche, nicht nur über diese Gruppen, sondern auch über Laboulbeniaceen und Rhodophyceen sich erstreckende Auffassung der Entwicklung sich erlangen ließe, dürfte wohl als eine willkommene Aussicht erscheinen. Die Neigung, alle diese Ordnungen des Pflanzenreiches in phylogenetische Beziehung zueinander zu bringen, hat schon des längeren bestanden, sie würde auf diese Weise eine weitere Steigerung erfahren können.

Einschalten kann ich nachträglich hier, daß unter Anleitung von R. A. Harper durch A. H. Christman eine weitere Arbeit über die Fortpflanzung der Rostpilze ausgeführt wurde und soeben zur Veröffentlichung gelangte[1]). Auch *Phragmidium speciosum*, *Caeoma nitens* und *Uromyces Caladii* erhalten demgemäß zweikernige Zellen bei Anlage der Aecidien durch Zusammentreten der Kerne zweier einkerniger Zellen. Dabei zeigt aber dieser Vorgang einen fortgeschritteneren Grad der Ausbildung, der ihn auch in dieser Pilzreihe einem echten Befruchtungsvorgang nähert. Denn es dringt nicht einfach der Kern einer Zelle in die Nachbarzelle quer durch die Wandung ein, es legen sich vielmehr distinkte Zellen aneinander, die öfters nachweisbar verschiedenen Hyphenästen entstammen, und sie treten durch teilweise Auflösung ihrer Wände in direkte Verbindung. Beide Zellen haben zuvor durch eine Querteilung in zwei ungleich große Tochterzellen sich zu ihrer Aufgabe vorbereitet und es sind die unteren größeren der erzeugten Tochterzellen, welche sich vereinigen, während die oberen kleineren Tochterzellen sich desorganisieren. In dem verschmolzenen Cytoplasma der beiden vereinigten Zellen werden zwei Kernspindeln ausgebildet und sie liefern je zwei Kerne, von denen der je untere in den unverschmolzenen Teil seiner Ursprungszelle zurückwandert, der obere in dem verschmolzenen Teile verbleibt. Letzterer wird nun durch eine quer verlaufende Scheidewand abgegrenzt. Damit ist die erste Aecidiosporenmutterzelle erzeugt. Diese Mutterzelle wird durch einen weiteren Teilungsschritt in eine Aecidiospore und eine Intercalarzelle zerlegt. Aus der unverschmolzenen Basis der beiden vereinigten Zellen

1) Sexual Reproduction in the Rusts. Bot. Gazette, Bd. XXXIX, 1905, p. 267.

wandern die Kerne hierauf wieder nach dem oberen verschmolzenen Teil, wo sich dieselben Vorgänge, wie sie eben geschildert wurden, wiederholen. So entstehen Aecidiosporenmutterzellen in aufsteigender Reihe, um sich auch jedesmal weiter in eine Aecidiospore und eine Intercalarzelle zu teilen. Jede Zellreihe eines Aecidiums führt demgemäß an ihrer Basis auf ein verschmolzenes Zellenpaar, als ihre Bildungsstätte, zurück.

Diese fortgeschritteneren Vorgänge, die Christman bei den von ihm untersuchten Uredineen zu beobachten bekam, möchte er für solche sexueller Natur halten und die kopulierenden Zellen daher als Gameten bezeichnen. Aus demselben Grunde erscheint ihm auch die Deutung, die Blackman den Spermogonien und Spermatien gab, zunächst fraglich.

Ich möchte hingegen auch dieser neuen Arbeit gegenüber meinen zuvor eingenommenen Standpunkt nicht ändern, mit dem ausdrücklichen Vorbehalt, daß damit diese hochinteressante Frage nur zur weiteren Diskussion gestellt ist. Augenscheinlich stellen die von Christman beobachteten Vorgänge eine wesentlich vollkommenere Einrichtung dar, als die von Blackman untersuchten. Die Frage ist nun die, ob die Christmanschen Fälle eine fortschreitende, oder die Blackmanschen eine rückschreitende Bewegung bedeuten. Sollte in den Blackmanschen Fällen der Anfang von Vorgängen gegeben sein, die an Stelle der früheren Befruchtung durch Spermatien traten, so würden die Christmanschen Beispiele den Weg weisen, auf welchem weiterhin auch solche Einrichtungen, wie sie die Askomyceten darbieten, hätten zustande kommen können.

Fände, wie einst angenommen wurde, bei den Rhodophyceen doppelte, in bestimmten Fällen sogar dreifache Befruchtung statt, so würde das einen schwer zu parierenden Schlag der Individualitätslehre der Chromosomen versetzen. Doch die Klippe, an der diese Theorie hier hätte scheitern können, hat Oltmanns[1]) glücklich umschifft, indem er nachwies, daß bei den auf die Befruchtung folgenden Vereinigungen der sporogonen Fäden mit den Auxiliarzellen Kernverschmelzungen nicht erfolgen. Da eine Befruchtung bei Rhodophyceen die Vorgänge, die zur Karposporenbildung führen, wirklich einleitet, so muß auch eine Reduktionsteilung irgendwo sich einstellen. J. J. Wolfe[2]) verlegt sie in die Zustände

1) Zur Entwicklungsgeschichte der Florideen. Bot. Ztg. 1898, p. 99.

2) Cytological Studies on Nemalion. Ann. of Bot., Bd. XVIII, 1904, p. 625.

kurz vor Bildung der Karposporen. Weitere Untersuchungen bleiben hier aber zunächst erwünscht. Bei den Dictyotaceen stellten David M. Mottier[1]) und J. Lloyd Williams[2]) die Reduktionsteilung bei der Bildung der Aplanosporen (Tetrasporen) fest. Letzterer wies dann auch nach[3]), daß die sporophyte Generation bei *Dictyota* doppelt soviel Chromosomen, als die gametophyte führt. Die Angaben sind so genau, daß sich ihre Richtigkeit nicht bezweifeln läßt, wie auffällig auch sonst die Erscheinung durch den Umstand wird, daß sich die gametophyten, Antheridien oder Oogonien erzeugenden Pflanzen in ihrem Habitus von den sporophyten, Aplanosporen bildenden nicht unterscheiden. — Bei *Fucus* konnte ich nachweisen[4]), daß der erste Oogoniumkern und sicherlich auch der erste Antheridiumkern die Reduktionsteilung erfahren, sodaß die mit einfacher Chromosomenzahl ausgestatteten Kerne nur in jenen wenigen Kerngenerationen vertreten sind, die zur Ei- und Samenzellenbildung führen. — Für *Coleochaete* stellte soeben Charles E. Allen im hiesigen Institut fest, daß der erste Teilungsschritt der Zygote die Reduktion bewirkt, es somit einen als selbständigen Sporophyt zu bezeichnenden Entwicklungsabschnitt bei dieser Alge nicht gibt. — Ich beschränke mich auf diese Ausführungen, die nur darauf hinweisen sollten, welch reiches Forschungsgebiet hier noch der Bebauung harrt.

Ich sprach in dem Aufsatz über Reduktionsteilung die Ansicht aus[5]), daß jene Individualitäten, die als Chromosomen uns im Kern entgegentreten, ihre Abgrenzung dem Linin verdanken. Das, was freilich die Iden veranlaßt, sich zu höheren Einheiten aneinander zu reihen, dürften wohl nicht Wirkungen des Linins sein, sondern ähnliche Affinitäten, wie jene, welche die Pangene bestimmen, sich zu Pangenosomen und zu jenen Iden zu vereinigen. Die Chromosomenbildung ist erblich fixiert, allein nicht in so starre Grenzen gefaßt, daß die Chromosomenzahl nicht einigen Schwankungen unterworfen sein

---

1) Nuclear and Cell Division in *Dictyota dichotoma*. Ann. of Bot., Bd. XIV, 1900, p. 185.

2) Studies in the *Dictyotaceae*, I. The Cytology of the Tetrasporangium and the Germinating Tetraspore. Ann. of Bot., Bd. XVIII, 1904, p. 141.

3) Studies in the *Dictyotaceae*, II. The Cytology of the Gametophyte Generation. Ann. of Bot., Bd. XVIII, 1904, p. 183.

4) Kernteilung und Befruchtung bei *Fucus*. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXX, 1897, p. 354.

5) a. a. O., p. 611.

könnte. Auf die bestimmte Festhaltung der Zahl kommt es im wesentlichen nur in den Gonotokonten an, weil sie dort die gute Zusammenfügung der homologen, von Vater und Mutter entstammenden Chromosomen zu Paaren sichert. Daher wir die Zahl der Chromosomen in den Gonotokonten nur ausnahmsweise, und auch dann nur in geringem Maße von der Norm abweichen sehen. Welche Schwierigkeiten der Paarung der Chromosomen in den Prophasen der Reduktionsteilung aus der ungleichen Zahl und Größe erwachsen, das lehren uns die Vorgänge in den Gonotokonten von Hybriden so nahe verwandter Arten wie *Drosera rotundifolia* und *Drosera longifolia* [1]), von denen aber letztere noch einmal soviel Chromosomen wie die erstere führt und um die Hälfte kleinere Chromosomen aufweist. Dem Anschein nach paart sich dann in jenen Prophasen nur je ein Chromosom von *Drosera longifolia* mit einem Chromosom von *Drosera rotundifolia*, während die überschüssigen Chromosomen von *Drosera longifolia* ungepaart bleiben. Zwei Chromosomen der letzteren Art müssen aber einem Chromosom der ersteren entsprechen und sollten daher in Verbindung mit ihm treten. Das Beispiel der beiden Droseren vergegenwärtigt uns zugleich, daß nah verwandte Arten derselben Gattung eine verschiedene Zahl von Chromosomen führen können, und beweist damit, daß der Abgrenzung zu Chromosomen nicht eine Bedeutung von prinzipieller Tragweite im Problem der Vererbung zuerkannt werden darf. Bei *Drosera rotundifolia* muß ein Chromosom die Pangene vereinigen, aus welchen bei *Drosera longifolia* zwei Chromosomen bestehen. — Franz Roth stellte vor kurzem im hiesigen Institut fest, daß auch *Rumex Acetosella* über doppelt soviel Chromosomen als *Rumex Acetosa* verfügt. Beide Pflanzen stehen einander ebenfalls so nah, daß auch für sie anzunehmen ist, daß je ein Chromosom der einen Art zwei Chromosomen der anderen entspricht. Solche Erscheinungen stützen die Vorstellung, daß erst in den Pangenen die Erbeinheiten zu suchen sind. Möglicherweise mag auch die Vereinigung dieser letzteren zu Iden eine fest bestimmte sein und diese somit auch umwandelbare Einheiten darstellen. Wieviel Iden zu einem Chromosom zusammentreten, scheint hingegen weit leichter Schwankungen unterliegen zu können. Daß aber das Linin nicht

---

1) O. Rosenberg, Über die Tetradenbildung eines *Drosera*-Bastardes. Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch. 1904, p. 47.

in letzter Instanz über die Chromosomenzahlen zu entscheiden hat, das scheint mir auch aus den Vorgängen bei der Individualisierung der Chromosomen in den Prophasen der Reduktionsteilung hervorzugehen. Denn alsdann sondern die Chromosomen sich nicht durch Zusammenziehung des Kerngerüstes auf bestimmte Stellen, welcher Vorgang vom Linin ausgeführt werden mag, sondern durch Querteilung eines fortlaufenden Kernfadens, zu welchem die Chromosomen sich zuvor vereinigt hatten.

Die so oft schon erörterte Frage nach der Bedeutung der Nukleolen würde ich hier lieber übergehen, hätte nicht Harold Wager[1]) neuerdings eine Behauptung aufgestellt, welche die hier erörterten Fragen unmittelbar trifft und im Gegensatz zu ihnen steht. Er glaubt nämlich, daß aus seinen Untersuchungen der Kernteilungsvorgänge in der Wurzelspitze von *Phaseolus* der Schluß sich ergibt, daß unsere Vorstellungen über die Rolle der Chromosomen bei der Vererbung abzuändern seien und daß in jeder neu aufzustellenden Hypothese die Nukleolen ebenso wie die Chromosomen Berücksichtigung finden müßten. Die im vorausgehenden entwickelten Ansichten entsprechen nun nicht dieser Bedingung, was mit einigen Worten gerechtfertigt werden soll. Harold Wager ist der Meinung, daß in seinem mit sehr großem Nukleolus ausgestatteten Objekt die Chromosomen in den Telophasen sich zu einer mehr oder weniger unregelmäßigen Masse dicker Fäden vereinigen, aus welchen der Nukleolus und das nukleare Netzwerk gebildet werden, wobei der größte Teil des Chromatins in den Nukleolus übergeht. In dem ruhenden Kern sei ein zartes peripherisches Netzwerk da, das zahlreiche kleine Chromatinkörnchen führt, die sich weniger tief als der Nukleolus färben. Letzterer hänge durch feine Fäden mit jenem peripherischen Netzwerk zusammen. Zu diesem wandere im Beginn der Prophasen die Nukleolarsubstanz hinüber, um einzelne Partien zu verstärken und ihnen größere Tinktionsfähigkeit zu verleihen. Eine Anzahl dickerer Stränge träte hervor, die untereinander durch die zarteren Fäden des ursprünglichen Netzwerkes zunächst wohl verbunden seien. Aus ihnen gehe dann ein freier, kontinuierlicher Faden hervor, dessen Windungen den Nukleolus berühren und der weiterhin in

1) The Nucleolus and Nuclear Division in the Root-Apex of *Phaseolus*. Ann. of Bot., Bd. XVIII, 1904, p. 29.



kurze stäbchenförmige Chromosomen zerlegt wird. — Thomaz Martins Mano nahm die gleiche Untersuchung im Grégoireschen Institut auf[1]) und kommt meist zu entgegengesetzten Resultaten. Dieselbe *Phaseolus*-Wurzel zeigt ihm in den Telophasen ganz ähnliche Vorgänge, wie sie Grégoire-Wygaerts bei *Trillium* gefunden hatten. Nur die starke Vakuolisierung der Chromosomen bleibt aus. Diese strecken sich vielmehr und anastomosieren in mannigfacher Weise. Zwischen ihnen tauchen Nukleolen auf, die sich nur schwach färben lassen, deren Tinktionsfähigkeit aber allmählich wächst. Sie verschmelzen weiterhin zu einem einzigen Nukleolus, der an Größe zunimmt und sich mit einer Vakuole umgeben soll, welche das aus den Chromosomen hervorgegangene Netzwerk gegen die Kernwandung verdrängt. — Diese letzte Angabe stimmt nicht ganz, wie ich hier gleich einschalten muß. Der Vergleich mit frischen, in Wasser untersuchten Schnitten durch die Wurzelspitzen von *Phaseolus vulgaris* und *Solanum tuberosum* lehrte mich vielmehr, daß auch hier der Nukleolus den ganzen Hohlraum, der von dem peripherischen Wabenwerk umgeben ist, füllt und nicht in einer Vakuole liegt. Läßt man aber auf die Schnitte während der Beobachtung das fixierende Chromsäuregemisch, also etwa unsere Chromosmiumessigsäure einwirken, so beginnt sich alsbald die Nukleolarsubstanz zu kontrahieren und es bildet sich zwischen ihr und dem sich ebenfalls zusammenziehenden lockeren Wabenwerk ein Hohlraum erst aus. — An den Ergebnissen der Manoschen Untersuchung wird im übrigen durch die eben berührte Abweichung nichts wesentliches geändert. Wie er auch richtig angibt, färbt sich der an Größe zunehmende Nukleolus der Telophase immer stärker, während das Chromosomennetz an Tinktionsfähigkeit einbüßt. Eine morphologische Beziehung zwischen den Chromosomen und dem Nukleolus findet Mano nicht, während er sich anderseits die Frage vorlegt, ob nicht ein Austausch der Substanzen zwischen beiden bestehe. Denn, so schreibt Th. Martins Mano[2]), das Chromosomennetz entfärbt sich, während der Nukleolus an Größe zunimmt. Man könnte, fügt er hinzu, in Erwägung ziehen, ob die Entfärbung des Netzes nicht eine bloße Folge der Lockerung der Chromosomensubstanz sei. „Oder verläßt die chromatische Substanz die Chromosomen, um an der Bildung

1) Nucléoles et Chromosomes usw., a. a. O.

2) a. a. O., p. 66.

des Nukleolus teilzunehmen?" Th. Martins Mano will keine Entscheidung in diesem Punkte fällen.

Zu erinnern wäre an dieser Stelle, daß die Zunahme der Tinktionsfähigkeit der Chromosomen in den Prophasen, die Abnahme ihrer Tinktionsfähigkeit in den Telophasen, schon oft in Beziehung zu dem Verhalten der Nukleolen gebracht worden ist. Auch in den beiden von mir auf ihre typische Kernteilung untersuchten Objekten waren die gleichen Erscheinungen zu beobachten. In dem Maße als die Tinktionsfähigkeit des dem Ruhestadium sich nähernden Kerngerüstes in den Telophasen sank, wuchsen die Nukleolen. Das umgekehrte fand, wenn auch weniger auffällig, in den Prophasen statt. Zugleich war festzustellen, daß mit Abnahme der Tinktionsstärke die Pangenosomen deutlicher im Gerüstwerk hervortraten. Man hatte den Eindruck, als sei zuvor das ganze Gerüstwerk von einer stärker färbbaren Substanz durchtränkt gewesen. So mochte es in der Tat den Eindruck erwecken, als sei das ganze Gerüstwerk des Kerns von nur einer Substanz gebildet. Da die gesonderten Chromosomen während der Teilungszustände der Kerne mit jenen tingierbaren Substanzen des Kernes stark imprägniert sind und ihnen zum großen Teil ihre starke Tinktionsfähigkeit verdanken, so ließe sich überhaupt die Frage aufwerfen, ob es zutreffend sei, sie so, wie jetzt üblich, weiter zu bezeichnen. Denn ihre starke Tingierbarkeit würde alsdann nicht allein, ja, vielleicht nicht einmal vorwiegend, von jenen Elementen herrühren, denen sie die Fähigkeit verdanken, Träger der Erblichkeit zu sein, sondern einer zwischen diese eingelagerten Substanz, in welche der Schwerpunkt des Namens nicht verlegt werden dürfte. Es wäre sicher rationeller, hier wieder eine Bezeichnung von Weismann[1]) zu entlehnen und diese Gebilde Idanten zu nennen. Pangene, Pangenosome, Iden und Idanten würden damit die aufeinander folgenden Stufen steigender Individualisierung der Bestandteile des sich fortpflanzenden Kernes darstellen. Allein gegen eingebürgerte Namen ist schwer anzukommen. Außerdem läßt sich gegen den Gebrauch der vorgeschlagenen Unterscheidungen einwenden, daß sie auf Grund physiologischer Begriffe gebildet sind, während wir zunächst morphologische brauchen, die an sich über die hypothetische Funktion der Gebilde, um die es sich hier handelt, nichts aussagen. Bis zur weiteren Klärung der Verhält-

1) Das Keimplasma, p. 91.

nisse mag somit zum mindesten der Name Chromosomen weiter Verwendung finden.

Notwendig ist es, an dieser Stelle einzuschalten, daß durch die entwickelte Vorstellung über den Bau der Kerne der Metaphyten, die auch für die Metazoen gilt, die Frage nach der Möglichkeit einer anderweitigen Verteilung der Elemente in den Kernen bestimmter Protophyten und Protozoen nicht berührt wird. Letztere dürfte im besonderen dort verwirklicht sein, wo auf Grund der Beobachtungen sich annehmen läßt, daß die Pangene nicht auf das spärliche Gerüstwerk des Kerns verteilt werden, vielmehr in nukleolusartigen Körpern Aufnahme finden. Daher es letztere sind, die sich in solchen Fällen in jene Gebilde sondern, die den Chromosomen der höheren Pflanzen und Tiere entsprechen.

Die Imprägnierung der Chromosomen der Metaphyten und Metazoen mit den stark tingierbaren Substanzen, mag dem Zwecke der Ernährung der Pangene dienen. Während die Pangenosomen zu Iden zusammentreten, zieht in letztere auch die färbbare Substanz hinein, was veranlaßt, daß zwischen den stark tingierbaren Chromatinscheiben die hellen Lininbrücken sichtbar werden. Ist die Zweiteilung der Iden vollzogen, so breitet sich die färbbare Substanz wieder gleichmäßig über die beiden Tochteridanten aus, sodaß die Abgrenzung der Iden in ihnen schwer fällt. Die Idenbildung als solche mag Teilungszwecken dienen und mit Erzeugung der Tochteriden ihre Aufgabe vollbracht haben.

In früheren Publikationen[1]) suchte ich es wahrscheinlich zu machen, daß die Nukleolarsubstanz ebenfalls als Material für Spindelbildung Verwendung findet. Das Vorausgehende tut dieser Vorstellung keinen Abbruch. Eine Beziehung der Nukleolen zu der Spindel anzunehmen, lag von Anfang an nahe, da man die Nukleolen in auffälliger Weise schwinden sah, während die Spindelfasern auftraten, Spindelfasern und Verbindungsfäden aber Substanzmengen für ihre Bildung verlangten, für welche eine andere nachweisbare Quelle nicht vorhanden war. Die Vorstellung eines Zusammenhanges der Vorgänge erscheint mir daher auch heute noch berechtigt, wobei freilich gleichzeitig angenommen werden muß, daß die Nukleolarsubstanz bei dieser Verwendung weit stärkere Ver-

1) Vgl. im besonderen: Über Reduktionsteilung, Spindelbildung usw. Histol. Beiträge, Heft VI, 1900, p. 125.

änderung als innerhalb der Chromosomen erfahren müsse, da die Färbbarkeit der Spindelfasern eine schwache ist.

Hugo de Vries stellt sich den Einfluß der Pangene auf den Cytoplasten, dessen Tätigkeit sie bestimmen sollen, in der Weise vor, daß er sie aus den Kernen in das Cytoplasma auswandern und so in unmittelbare Wechselwirkung zu diesem treten läßt. In den Kernen seien die meisten Pangene untätig; um aktiv zu werden, müßten sie die Kerne, oder wenigstens ihr Gerüst verlassen und sich an die entsprechenden Stellen des Zellleibes begeben[1]). — Ich habe es versucht, mit meinen bisherigen Vorstellungen an Erscheinungen anzuknüpfen, die der direkten Beobachtung zugänglich sind. Auf diesem Boden möchte ich mich weiter bewegen. Daß jene Elemente des Nukleoplasten, die ich für Pangene halten möchte, in den Zellleib auswandern sollten, dafür fehlt jeder sichtbare Anknüpfungspunkt. Hingegen stellt bei jedem Teilungsschritt ein Vorgang sich ein, durch welchen die Chromosomen in unmittelbare Berührung mit dem Cytoplasma gelangen. Es ist das der Augenblick, wo die Kernwandung schwindet und die Kernspindel gebildet wird. Die grundlegenden Gestaltungsvorgänge sind an Kernteilungen geknüpft, während dieser könnte die formative Beeinflussung des Cytoplasten durch den Nukleoplast erfolgen. Eine Beeinflussung abgeleiteter Art könnte wohl auch durch die Nukleolarsubstanz übermittelt werden, deren zeitweise Verteilung durch den Zellleib in dem Auftreten extranuklearer Nukleolen sich zu erkennen gibt.

Ich unterlasse es, hier den Teilungsvorgang der Kernplatte (Fig. 15, Taf. I) in den typischen Kernen der *Galtonia* und *Funkia* zu besprechen, sowie auf das Auseinanderweichen der Tochterchromosomen (Fig. 19—22, 47—50, Taf. I), das ich, wie zuvor schon erwähnt wurde, zu Zählungen der Chromosomen mitverwendet hatte, einzugehen und verweise hierfür auf die beigefügten Abbildungen. — An den Polen angelangt, drängen sich die Chromosomen zusammen und ziehen zugleich ihre äquatorialen Enden ein (Fig. 23 rechts, 51, 52, Taf. I). Dabei kommen sie an vielen Stellen in gegenseitige Berührung. Dann beginnen sie wieder auseinander zu weichen, wobei sich mit Grégoire-Wygaerts sehr wohl annehmen läßt, daß die Brücken, die zwischen ihnen sichtbar

1) Interzellulare Pangenesis, 1889. Zuletzt in der Mutationstheorie, Bd. II, 1903, p. 690.



werden, den vorherigen Berührungsstellen entsprechen. Daß es sich dabei nur um rein passive Substanzdehnungen, wie Grégoire und Wygaerts es wollen, handeln sollte, kann fraglich erscheinen. Zwar läßt sich wohl annehmen, daß der Grundsubstanz der Chromosomen in rein physikalischer Beziehung eine zähflüssige Beschaffenheit zukommt und daß sich diese Eigenschaft in bestimmter Weise auch geltend macht, doch liegt der Schwerpunkt sicher in den organisatorischen Vorgängen, welche hier die Aufeinanderfolge der Erscheinungen bestimmen, und diese lassen sich nicht ohne Zuhilfenahme erblich festgelegter, auf einem besonderen Bau der lebendigen Substanz beruhender Leistungen begreifen.

Wie ich anderseits in diesem Aufsatz schon hervorgehoben habe, kann ich den Angaben von Grégoire und seinen Schülern über die Art, wie der weitere Ausbau der Tochterkerne in den Telophasen sich vollzieht, nur beipflichten. Die Chromosomen verschmelzen nicht mit ihren Enden, treten vielmehr jedes für sich in die Veränderungen ein, durch welche sie in ein Wabenwerk verwandelt werden. Diese Wabenwerke bilden vereint das mehr oder weniger gleichmäßig sich ausgestaltende Gerüstwerk der neuen Kerne (Fig. 24—27, 53, 54, Taf. I). Vor Beginn des Auseinanderweichens der Chromosomen in der Telophase legte das umgebende Cytoplasma um sie herum die Kernwandung an. Zwischen den wabig werdenden Chromosomen tauchten die Nukleolen, meist in Mehrzahl, auf.

Der sehr mühsamen und ausgedehnten Arbeit, der wir uns gemeinsam unterzogen haben, gelang es Gesichtspunkte abzugewinnen, die, wie mir scheint, eine einheitlichere Behandlung vieler einander noch widersprechender Angaben auf dem Gebiete der pflanzlichen Reduktionsteilung gestatten. So kann ich mich in dieser allgemeinen Erörterung, die ich den speziellen Arbeiten vorausschicke, kurz fassen und im übrigen auf die Einzelschilderungen von Allen, Miyake und Overton verweisen.

In dem zur Reduktionsteilung sich anschickenden Mutterkern pflanzlicher Gonotokonten müssen vor allem die homologen Chromosomen der Kerne der Sporophyten zusammengeführt werden. Die Vorgänge, die zu beobachten sind, lassen in der Tat kaum eine andere Deutung zu.

Je nachdem der Mutterkern der Gonotokonten einen mehr oder weniger vollständigen Ruhezustand nach dem Teilungsvorgang,

dem er seine Entstehung verdankt, erreichte, sind die jüngsten Bilder der Reduktionsteilung, die er dem Beobachter darbietet, etwas verschieden. K. Miyake fand in den meisten der von ihm untersuchten jüngsten Pollenmutterzellen von Monokotylen Kerne mit der Struktur des fast vollen Ruhezustandes vor (Fig. 1, 2, Taf. III, Fig. 52, 89, Taf. IV, Fig. 112, Taf. V), ähnlich wie schon manche früheren Beobachter[1]), während zB. Overton in den jüngsten dikotylen Pollenmutterzellen, die ihm vorlagen, dichtere Chromatinansammlungen im Gerüstwerk des Kerns erblickte (Fig. 5, 15, 39, Taf. VI, Fig. 53, Taf. VII), die er als „Prochromosomen" bezeichnet. Ich nehme an, daß es solche Teile der Chromosomen aus dem vorausgegangenen Teilungsschritt sind, die nicht ganz in dem Gerüstwerk aufgingen. In rasch sich teilenden Meristemen der Blütenanlagen von *Galtonia* und *Funkia* blieben sie ja auch erhalten und wurde ein voller Ruhestand der Kerne nicht erreicht. Von besonderer Bedeutung ist es nun, daß Overton diese dichteren Stellen gleich in Paaren gelagert fand, ein Ergebnis, das sich leicht in Verbindung bringen läßt mit jener Ansicht, zu der ich in den typischen Kernen von *Galtonia* und *Funkia* gelangte und die mich auch eine paarweise Gruppierung der homologen elterlichen Chromosomen annehmen ließ. Eine solche schon in den typischen Kernen bestehende Verteilung der homologen Chromosomen würde ihnen ihr gegenseitiges Auffinden in den heterotypischen Kernen wesentlich erleichtern. Wenn der Ruhezustand im heterotypischen Kern ausgeprägter war, treten die Ansammlungen der Pangenosomen erst allmählich schärfer in dem Gerüstwerk hervor (Fig. 3—5, Taf. III, Fig. 53, 54, 90, 91, Taf. IV, Fig. 113, 114, 135, Taf. V). Ihre Zahl braucht nicht sofort der endgültig erwarteten zu entsprechen, doch stellt letztere sich, wie die Schilderungen von C. E. Allen und K. Miyake lehren, schließlich ein. Freilich ist ihre Sicherstellung nicht immer möglich. Soweit sie aber gelingt, zeigt sie an, daß auch in diesen Fällen die Ansammlungen auf so viele Zentren gerichtet sind, als es Chromosomenpaare gibt. Ich habe für solche Mittelpunkte die Bezeichnung Gamozentren vorgeschlagen[2]), und sie ließe sich festhalten. Die Ansammlungen voll-

1) Vgl. zB. David M. Mottier, Beiträge zur Kenntnis der Kernteilung in den Pollenmutterzellen einiger Dikotylen und Monokotylen. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXX, 1897, Taf. IV, Fig. 27, Taf. V, Fig. 51. Dieselben Bilder in Fecundation in Plants, 1904, p. 12.

2) Über Reduktionsteilung, a. a. O., p. 604.



ziehen sich vor Eintritt der Synapsis, und in den sich bildenden Gruppen ist die paarige Zusammensetzung meist deutlich zu erkennen (Fig. 7, 8, Taf. II, Fig. 6, 7, Taf. III, Fig. 90, Taf. IV, Fig. 114, 136, Taf. V, sowie in zahlreichen Figuren der Taf. VI und VII). In meinem vorjährigen Aufsatz[1]) nannte ich die sich sammelnden Chromatinkörner der Chromosomen Gamosomen, die Anwendung dieser Bezeichnung muß jetzt eine Verschiebung erfahren. Die Körner, die man in den Gruppen sieht, sind Pangenosomen, während erst auf die gesamten zu einem Chromosom gehörenden Pangenosomen der Name Gamosom paßt. Die Gamosomen jedes Paares vereinigen sich nun miteinander zu dem, was ich Zygosom[2]) nannte (Fig. 7—10, Taf. II, Fig. 8, Taf. III, Fig. 54, 76, 91, Taf. IV u. a. m.). — Erst hierauf folgt jene einseitige Zusammenziehung des Gerüstwerks in der Kernhöhle, die als Synapsis bekannt ist (Fig. 12—16, Taf. II, Fig. 56, Taf. IV u. v. a. m.). Das Kernkörperchen, jetzt durchweg in Einzahl, pflegt durch diese Kontraktion aus dem Gerüstwerk herausgedrängt zu werden. Einzelne Lininfäden, welche den entleerten Kernraum durchsetzen, zeigen meist deutlich perlschnurförmige Anschwellungen, von denen man meinen könnte, sie hätten Pangenosomen geführt und wären von ihnen entleert worden. — Die beiden vereinten Gamosomen jedes Paares treten in Wechselwirkung. Daß ein Austausch von Pangenen sich in diesem Zustand schon in jedem Paar vollziehen sollte, kann ich nicht mehr annehmen. Sonst würden manche späteren Erscheinungen am Paar kaum noch zu verstehen sein und überflüssig erscheinen. Meine Ansicht ist jetzt also die, daß durch die Wechselwirkung der beiden Gamosomen ihre Pangene eine bestimmte Orientierung erfahren, so daß sie bei der darauf folgenden Streckung dieser Gamosomen eine übereinstimmende Aufeinanderfolge erhalten. Dieser vorbereitende Schritt hätte somit das Ergebnis, die homologen Pangene an den gestreckten Gamosomen einander unmittelbar zu nähern. Durch diese Annahme ließe sich zum mindesten das für die Prophase der Reduktionsteilung so charakteristische Ausspinnen der Zygosomen in dünne lange Fäden ungezwungen erklären.

In das Studium dieses auf die Synapsis folgenden dünnfädigen Zustandes haben sich neuerdings mehrere Forscher vertieft und insoweit übereinstimmende Ergebnisse gewonnen, daß sich an diese gemeinsam anknüpfen läßt.

---

2) a. a. O., p. 605.

3) a. a. O., p. 606.

Zunächst war es Hans von Winiwarter[1]), im embryologischen Institut der Universität Lüttich, welcher bemerkte, daß auf dem in Betracht kommenden Entwicklungszustande, im Kern der Gonotokonten der Wirbeltiere, zahlreiche feine Fäden parallel zueinander verlaufen. Er nimmt die Möglichkeit einer Verschmelzung dieser Fäden an, sodaß die weiterhin erfolgende Längsspaltung des Kernfadens nur ihre erneute Trennung wäre. Zu demselben Ergebnis gelangte alsbald H. Schoenfeld[2]) im Genter histologischen Institut, ebenfalls für Wirbeltiere, und hierauf Jules Berghs[3]) im Grégoireschen Laboratorium, für Pollenmutterzellen. Grégoire[4]) und Berghs schließen aus ihren Beobachtungen auch, daß der Vorgang der in pflanzlichen Gonotokonten bisher als die erste Längsspaltung geschildert wurde, nur eine Trennung zuvor vereinigter Fadenpaare sei. Zu genau demselben Ergebnis war zur gleichen Zeit und unabhängig von den andern Forschern Charles E. Allen für die Pollenmutterzellen von *Lilium canadense* gelangt, der eine kurze Mitteilung hierüber in der Botanical Gazette veröffentlichte[5]). Zuvor hatten A. und K. E. Schreiner einen Aufsatz, mit entsprechenden Angaben, über die Reifungsteilungen, wiederum bei den Wirbeltieren, an den anatomischen Anzeiger[6]) eingesandt und auf die Übereinstimmung ihrer Befunde mit denen von H. von Winiwarter und Schoenfeld hingewiesen. Dann folgten entsprechende Angaben aus dem Grégoireschen Institut im anatomischen Anzeiger durch J. Maréchal[7]) über die morphologische Entwicklung der Chromosomen im Keimbläschen des Selachiereies. Hierauf hat vor kurzem O. Rosenberg eine vor-

---

1) Recherches sur l'Ovogenèse et l'Organogenèse de l'ovaire des Mammifères (Lapin et Homme). Archives de Biologie publiés par Ed. van Beneden et Ch. van Bambeke Bd. XVII, 1900, p. 90.

2) La Spermatogenèse chez le toreau et chez les Mammifères en général, in demselben Archiv, Bd. XVIII, 1902, p. 38.

3) La Formation des Chromosomes hétérotypiques dans la sporogenèse végétale. II. *Allium fistulosum*. „La Cellule", Bd. XXI, 1904, p. 383. III. *Convallaria maialis*. „La Cellule", Bd. XXII, Bd. XXII, 1904, p. 43.

4) La Réduction numérique des Chromosomes et les cinèses de la maturation. „La Cellule", Bd. XXI, 1904, p. 307.

5) Chromosome Reduction in *Lilium canadense*, a. a. O., Juni 1904, p. 464. — Die ausführliche Arbeit soeben erschienen: Nuclear Division in the Pollen Mother-cells of *Lilium canadense*, in Ann. of Bot., Bd. XIX, 1905, p. 189.

6) Bd. XXIV, 1904, p. 561.

7) Bd. XXV, 1904, p. 383.

läufige Mitteilung, zur Kenntnis der Reduktionsteilung in Pflanzen, veröffentlicht, und für einige monokotyle und dikotyle Pollenmutterzellen die auf die Synapsis folgenden Fadenverschmelzungen geschildert[1]). Endlich, wie ich noch nachträglich einschalte, fügte Jules Berghs seinen früheren Angaben auch übereinstimmende für die Pollenmutterzellen von *Drosera rotundifolia*, *Narthecium ossifragum* und *Helleborus foetidus* hinzu[2]).

Es ist eigentlich auffällig, daß, von der letztzitierten Arbeit etwa abgesehen, die Beobachter bisher in ihren Untersuchungen an die vorsynaptischen Vorgänge, die doch erst den Schlüssel für das Verständnis der nachsynaptischen Zustände liefern konnten, nicht angeknüpft hatten. Denn für die Doppelfäden, wie sie nach dem Synapsisstadium zur Abbildung gelangten, blieb die Möglichkeit einer Entstehung durch frühzeitige Längsspaltung doch nicht ganz ausgeschlossen.

Daher auch unsere gemeinsamen Bemühungen im hiesigen Institut vor allem der weiteren Klarlegung der Synapsis galten. Von ihr aus gelang es, die Reduktionsteilung auch für diejenigen Fälle sicherzustellen, in welchen von einer Vereinigung von Doppelfäden nach der Synapsis tatsächlich nur an vereinzelten Stellen etwas zu erkennen ist, weil die beiden Gamosomen jedes Zygosoms sich gemeinsam strecken.

Selbst bei *Lilium*, das einen besonders typischen Fall der Verschmelzung zarter Fadenpaare nach der Synapsis uns vorführt, ist nicht ganz ausgeschlossen, daß einzelne Paare schon vereint, als einfacher, entsprechend dickerer Faden aus dem kontrahierten Gerüstwerk hervortreten (Fig. 14, Taf. II). Die andern von uns untersuchten Objekte boten diese Erscheinung noch weit häufiger dar (Fig. 13, 14, Taf. III u. a. m). Auf schöne Doppelfäden bei unseren Objekten könnten wir anderseits bei *Iris* (Fig. 56, 57, Taf. IV) und *Allium* (Fig. 96, Taf. IV) hinweisen.

Wie sehr es darauf anzukommen scheint, daß durch die Streckung der Gamosomen deren Pangene auseinander gerückt werden, das lehrt recht auffällig *Tradescantia*, in deren Pollenmutterzellen der Raum für solche Längenzunahme nur durch spiralige Drehung der Fadenschlingen gewonnen werden kann. Das sind jene auffälligen Zustände, in welchen das mikroskopische Kernbild von

1) Botaniska Notiser für 1905, herausgegeben von C. F. O. Nordstedt, p. 1.

2) La Formation des Chromosomes hétérotypiques dans la sporogenèse végétale, IV. „La Cellule“, Bd. XXII, 1905, p. 141.



Tradescantia, bei Änderung der Einstellung, um seine Achse zu rotieren scheint (Fig. 137, Taf. V). Ich möchte vorschlagen, im Hinblick auf die Wichtigkeit dieses gestreckten Zustandes der Gamosomen ihn mit einem besonderen Namen zu belegen, der Gamomit lauten könnte. Verschmolzene Gamomiten wären als Zygomiten zu bezeichnen. Nicht alle Gamosomen brauchen gleichzeitig ausgesponnen zu werden; so lassen sich bei *Lilium*, das ich wieder als Beispiel anführe (Fig. 12—18, Taf. II), stets Kerne auffinden, in welchen ein Teil der Zygosomen noch in Klumpenform innerhalb des synaptischen Knäuels liegt, während ein anderer Teil sich schon in zarte Doppelfäden gestreckt hat.

In den Gamomiten folgen die sich stärker färbenden Körner mehr oder weniger dicht aufeinander. Als besonders instruktives Beispiel greife ich *Lilium* heraus, bei welchem Allen übernommen hatte, ganz besonders auch diese Verhältnisse zu beachten. Da sind in dem Lininfaden jedes einzelnen Gamomiten, wie seine Fig. 23, Taf. II, für *Lilium canadense* zeigt, die gefärbten Körner durch merkliche Abstände getrennt, und es ist gleichzeitig deutlich wahrzunehmen, daß in einem zusammengehörenden Gamomitenpaare diese Körner einander gegenüberstehen. Nur ganz ausnahmsweise scheint zu einem dieser Körperchen das Gegenstück zu fehlen, doch ist nicht ausgeschlossen, daß eine Drehung der Fäden oder eine andere zufällige Ursache, diese Erscheinung veranlaßt habe. Man bezeichnet die distinkten Körperchen in den Chromosomen neuerdings häufig als Chromomeren, für uns fallen sie unter den zuvor entwickelten Begriff der Iden. Es läßt sich bestimmt feststellen, daß sie aus einer Mehrzahl von Pangenosomen bestehen und nicht etwa einzelne dieser Gebilde darstellen, die man gesondert auf früheren Stadien sah und die eine wesentlich geringere Größe aufwiesen. — Bei der Vereinigung der beiden Gamomiten verschmelzen diese Iden (Fig. 25, 27, 28, Taf. II), und das dürfte jedenfalls der Vorgang sein, in welchem die Prophasen der heterotypischen Teilung ihren Höhepunkt erreichen. Da drängt sich die Vorstellung fast notwendig auf, daß die sich verbindenden Iden einander homolog seien und daß während ihrer Verschmelzung ein etwaiger Austausch der Pangene und auch solche Vorgänge sich vollziehen, wie sie eine Spaltung der Merkmale bei den Monohybriden verlangt. In meinem vorjährigen Aufsatz[1]) glaubte ich

---

1) Über Reduktionsteilung, a. a. O., p. 605.

alle diese Vorgänge in ein früheres Stadium schon verlegen zu müssen, jenes, in welchem die Gamosomen Paare bilden; doch dann würde wohl der weitere Vorgang des Ausspinnens der Gamosomen zu Gamomiten und jene Vereinigung der Iden zu Syniden als überflüssig ausbleiben. Vor einem Jahre waren die letzteren Vorgänge eben noch nicht bekannt.

Ob die Gamomiten miteinander schon vereint sich strecken, wie es in verschiedenen Objekten der Fall zu sein scheint, oder ob sie getrennt ausgesponnen werden und Fadenpaare bilden, deren Vereinigung dann erst erfolgt, scheint mir einen Gegensatz nicht zu begründen. Denn die Streckung der Fäden würde in den ersteren Fällen nicht erfolgen, wenn sie nicht dieselbe Aufgabe wie in den letzteren zu erfüllen hätte.

In den heterotypischen Kernen von *Lilium* (Fig. 23, 28, Taf. II) war die regelmäßige Ausbildung und Aneinanderreihung der Iden im Fadenknäuel von jeher aufgefallen. Die Iden zeigen annähernd dieselbe Größe. Ein ähnliches Verhalten ist mir an so extremen Stellen des Pflanzenreichs entgegengetreten[2]), daß ihm eine prinzipielle Tragweite zukommen muß. Und ähnliches gilt allem Anschein nach auch für das Tierreich. Es darf daher gefragt werden, ob ungleiche Ausbildung der Iden an Gestalt und Größe, wie sie tatsächlich auch beobachtet wird, und in den hier folgenden Aufsätzen ebenfalls Erwähnung findet, nicht durch sekundäre Einflüsse bedingt sei. Zu solchen könnten stärkere oder schwächere Einlagerungen der färbbaren Substanz zwischen die Pangene der einzelnen Iden gehören. In manchen Fällen sind auch wohl Wirkungen der fixierenden Mittel im Spiele. Außerdem werden auch bei übereinstimmender Gestalt und Größe auf demselben Entwicklungszustande, die Iden verschiedener Entwicklungszustände in dieser Beziehung voneinander abweichen. Denn ihrer Teilung muß ein Wachstum vorausgehen und für dieses eine Einwanderung von Nährsubstanz in die Ide erfolgen, die nicht ohne Einfluß auf ihre Form und ihr Volumen bleiben dürfte.

Die nach der Verschmelzung wieder erfolgende Trennung der Gamomiten (Fig. 17, Taf. III, Fig. 60, 80, Taf. IV u. a. m) ist das,

1) So neuerdings in schönster Ausbildung in dem Fadenknäuel der heterotypischen Kernteilung bei *Coleochaete*, in einem Präparate, das mir Charles E. Allen vorlegte.



was Grégoire[1]), Guignard[2]) und ich[3]) seinerzeit als erste Längsspaltung beschrieben hatten. Die Beobachtungen an sich waren durchaus richtig und die Zweifel somit unberechtigt, in die ich im Vorjahr verfiel[4]), im Anschluß an bestimmte Erscheinungen bei *Galtonia*, die hier erst ihre Aufklärung finden sollen, sowie Angaben, die eine vorläufige Mitteilung von J. Bretland Farmer und J. E. S. Moore[5]) gleichzeitig gebracht hatte. Die letztgenannten Forscher nahmen an, daß im heterotypischen Teilungsschritt der Gonotokonten eine erste Längsspaltung der Chromosomen wieder rückgängig gemacht werde und daß die Chromosomenpaare, die man für ihr Ergebnis hielt, einer Schlingenbildung mit darauffolgender Durchbrechung der Umbiegungsstelle ihre Entstehung verdanken. So gelangten diese Forscher ebenfalls dazu, die heterotypische Teilung als Reduktionsteilung aufzufassen, da ihnen die behauptete Durchbrechung der Umbiegungsstellen der Schlingen als Querteilung der Chromosomen erschien. An dieser Auffassung halten, wie ich nachträglich hinzufügen kann, Farmer und Moore auch in ihrer ausführlichen, eben erschienenen Veröffentlichung[6]) fest. Den Gegensatz zu dem Ergebnis der von uns hier gemeinsam veröffentlichten Untersuchungen bildet vornehmlich jener von ihnen angenommene Faltungsvorgang, der zur Bildung der Chromosomenpaare führen soll. Durch die Annahme oder Ablehnung jenes Vorgangs werden alle übrigen Deutungen bestimmt. Auf seine Klarlegung haben wir daher die größte Mühe und auch die meiste Zeit verwendet und ein abschließendes Urteil nicht ohne wiederholte Schwankungen gewonnen. Um die „erste Längsspaltung" des Kernfadens bestimmt als eine Trennung zuvor vereinigter Chromosomenpaare sicherzustellen, wurden alle die so eingehenden Studien der prosynaptischen und synaptischen Stadien der Prophase unternommen.

---

1) Les Cinéses polliniques. „La Cellule", Bd. XVI, 1899, p. 335.

2) Le développement du Pollen et la réduction chromatique dans le *Najas major*. Arch. d'Anat. micr., Bd. II, 1899, p. 455.

3) Über Reduktionsteilung usw., p. 13 u. a. m.

4) Über Reduktionsteilung, a. a. O., p. 599.

5) New investigations into the reduction phenomena of animals and plants. Proceed. of the Roy. Soc. London, Bd. 72, 1904, p. 104.

6) On the maiotic Phase (Reduction divisions) in Animals and Plants. The Quarterly Journal of Microscopical Science, Bd. 48, Teil IV, 1905, p. 489, und im Anschluß daran mit entsprechendem Ergebnis: J. B. Farmer and Dorothy Shove, On the Structure and Development of the somatic and heterotype Chromosomes of *Tradescantia virginica*, a. a. O., p. 559.

Über die auf die Trennung der Zygomiten folgenden Vorgänge wären die speziellen Angaben meiner Mitarbeiter zu vergleichen. Hervorgehoben sei nur, daß auf diese Trennung die Segmentierung des Fadenknäuels folgt (Fig. 81, 98, Taf. IV, Fig. 120, Taf. V u. a. m.) und wir nunmehr getrennte Chromosomenpaare vor uns haben. Daß in jedem Paare die beiden Chromosomen alsbald stark auseinanderweichen, war hinlänglich bekannt, doch gebührt Grégoire das Verdienst, neuerdings betont zu haben, welchen Unterschied dieses Auseinanderweichen gegen das übliche Verhalten von wirklichen Produkten der Längsspaltung eines Chromosoms darstellt[1]). Das ist eine weitere, wichtige Stütze dafür, daß wir es hier mit einer Trennung vorher vereinigter, univalenter Chromosomen und nicht mit Spaltungsprodukten eines einzigen Chromosoms zu tun haben.

Alsbald nach vollzogener Trennung der Chromosomen wird in jedem von ihnen eine wirkliche Längsspaltung kenntlich, die sich nach Art der Längsspaltung bei typischer Kernteilung vollzieht und Schwesterchromosomen liefert, die zusammenbleiben. Diese Längsspaltung hat sich auf so frühen Stadien bisher nur bei wenigen Objekten nachweisen lassen. Meist wird sie erst später, vielfach erst mit Beginn der Anaphasen, sichtbar.

Es schreitet dann die Verdickung und Verkürzung der Chromosomen in den Paaren fort, wobei sie sich ihrer ganzen Masse nach nur noch gleichmäßig färben. Die Tinktionsfähigkeit nimmt bedeutend zu und erweckt die Vermutung, daß sie mit weiterer Aufnahme von stark färbbarer Substanz verbunden sei. Chromatin und Linin sind in solchen Chromosomen nicht mehr zu unterscheiden.

Galtonia candicans, die sich bei uns zunächst als ein so einfaches und klares Objekt eingeführt hatte, bot dann ganz besondere Schwierigkeiten der Untersuchung dar. Sie wollte in die an anderen Objekten gewonnenen Ergebnisse sich nicht fügen und in dem Maße, als letztere bestimmter sich gestalteten, wuchs die Notwendigkeit, den Widerspruch auch bei ihr zu lösen. So habe ich denn auf das Studium ihrer Pollenmutter- und Embryosackmutterzellen sehr viel Zeit verwendet, und endlose Serien von Präparaten zogen an meinen und K. Miyakes Augen vorüber. Schließlich

1) La réduction numérique des Chromosomes et les cinèses de maturation. „La Cellule", Bd. XXI, 1904, p. 308.



klärte sich auch hier der Vorgang in einheitlicher Weise auf[1]). Es gelang, jene nach einer Längsspaltung aussehende Trennung der Gamosomen aufzufinden, der eine Segmentierung des Fadenknäuels folgt. Das merkwürdige bleibt dann aber, daß die Chromosomen eines jeden Paares so stark auseinanderweichen, daß sie meist nur noch an einem Ende vereinigt bleiben, daß sie gleichzeitig mit ihren freien Enden die freien Enden anderer Chromosomen erfassen und mit ihnen vereint einen längeren Faden bilden, der mit seinen Windungen die Kernhöhle erfüllt. Die Grenzen der einzelnen Chromosomen erscheinen dann als Einschnürungen in diesem Faden. Sie prägen sich stärker aus in dem Maße, als die Chromosomen kürzer und dicker werden und rufen den Eindruck einer Querteilung des Fadens hervor. Es ist, als habe man den ursprünglichen, nur verdickten und verkürzten Fadenknäuel vor Augen, der in Segmente zerfällt. Diese Segmente trennen sich in Paare, deren Glieder aufeinander folgen und hierauf erst sich zusammenlegen, sodaß man meinen konnte, hier auch die durch die Faltungstheorie geforderte, auf die Querteilung folgende Zusammenfaltung des Kernfadens, wenn auch auf einer etwas späteren Entwicklungsstufe, vor sich zu haben. Tatsächlich stellen aber die sich hier jetzt zusammenlegenden Glieder die univalenten Chromosomen dar, die sich auf einem viel früheren Stadium voneinander in gewohnter Weise getrennt und dann zu einer Kette vereinigt hatten. Im übrigen braucht nicht stets nur eine Kette zu entstehen. Vielfach erblickt man nur kürzere Verbände, die runde oder elliptische, verschiedentlich verbogene Figuren bilden. Stets sind die Glieder einer Figur paarig, unter Umständen einzelne Figuren von nur einem Gliederpaar gebildet. Aus dem Verbande mit anderen Paaren pflegen sich bei der schließlichen Trennung die von den kleinen Chromosomen gebildeten beiden Paare am frühesten zu befreien. — Wie schon einmal erwähnt wurde, stimmen die in den Embryosackmutterzellen von *Galtonia* zu beobachtenden Erscheinungen so völlig mit jenen in den Pollenmutterzellen überein, daß ich es als überflüssig erachte, hier für erstere besondere Figuren zu veröffentlichen und auf die Bilder von K. Miyake für Pollenmutterzellen (Fig. 17—26, Taf. III) verweise. — Bei *Tradescantia* dauert, wie ich das in meinem vorjährigen Aufsatz[2]) schon geschildert

1) Die von K. Miyake gezeichneten Figuren zu *Galtonia* vgl. Taf. III, im besonderen Fig. 17—26.

2) Über Reduktionsteilung, a. a. O., p. 598, 601.

habe, die der *Galtonia* entsprechende, aus nachträglicher Verbindung der Chromosomen entstandene Kette oft bis in die Spindelbildung hinein.

Bei der Untersuchung der Gonotokonten von *Galtonia candicans* verfolgte ich jetzt auch noch einen andern Zweck, nämlich den, Anknüpfungspunkte für das Verhalten der ungleich großen Chromosomen während der Reduktionsteilung zu gewinnen. Derselbe Grund veranlaßte auch die entsprechende Untersuchung der Gonotokonten von *Funkia*. Der Zufall spielte gleichzeitig Pollenmutterzellen von Orchideen mit ungleich langen Chromosomen O. Rosenberg in die Hände[1])[2]).

In den heterotypischen Kernen von *Galtonia* (Fig. 24, 34 usw., Taf. III) wie von *Funkia* (Fig. 121, 122 usw., Taf. V) entsprechen sich stets die beiden univalenten Chromosomen jedes bivalenten Paares genau in ihrer Größe. Bei den bedeutenden Größenunterschieden, welche die Chromosomen bei beiden Pflanzen aufweisen, läßt die Auffälligkeit der Erscheinung nichts zu wünschen übrig.

Thos. H. Montgomery[3]) und Walter J. Sutton[4]) stellten zuerst in den Gonotokonten von Insekten fest, daß deren verschieden große und auch sonst unterscheidbare Chromosomen, einander entsprechend, zu Paaren in den Prophasen der Reduktionsteilung vereinigt liegen. Montgomery zog daraus bereits den Schluß, daß von den beiden so vereinigten Chromosomen das eine Chromosom vom Vater, das andere von der Mutter stamme. Im gleichen Sinne wurden diese Beobachtungen von Th. Boveri verwertet, der in ihnen eine weitere Bestätigung seiner eigenen Versuche erblickte, welche ergeben hatten, daß die einzelnen Chromosomen in den Zellen des Seeigelkeims physiologisch verschiedenwertig sind[5]).

1) Zur Kenntnis der Reduktionsteilung in Pflanzen. Botan. Notiser für 1905, herausgeg. von C. F. O. Nordstedt, p. 2.

2) Größenunterschiede der Chromosomen fielen auch bereits L. Guignard in der heterotypischen Teilung der Pollenmutterzellen von *Najas major* auf und diese Größenunterschiede konstatierte er auch in den Kernen der Antherenwandung bei derselben Pflanze. Le développement du pollen et la reduction chromatique dans le *Najas major*. Arch. d'Anat. micr. publiés par Balbiani et Ranvier, Bd. II, 1899, p. 465—467.

3) A study of the Chromosomes of the Germ Cells of Metazoa. Trans. Phil. Soc. Bd. XX, 1901, und Some Observations and considerations upon the maturation phenomena of the Germ Cells. Biol. Bulletin Bd. VI, 1904, p. 137.

4) On the Morphology of the Chromosome group in *Brachystola magna*. Biol. Bull. Bd. VI, 1902, p. 24. The Chromosomes in Heredity, a. a. O. 1903, p. 231.

5) Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns, 1904, p. 71 ff.



Auch O. Rosenberg[1]) möchte in dem Verhalten der verschieden langen Chromosomen in den Gonotokonten von *Listera* eine Stütze der Auffassung erblicken, daß eine Vereinigung „von je homologen Elternchromosomen stattfindet.“ Das Aussehen der in Betracht kommenden Chromosomen spreche auch für deren Ungleichwertigkeit.

Auf so junge Stadien der Prophasen, wie wir sie zum besonderen Gegenstand unseres Studiums machten, jene Stadien, welche der Synapsis vorausgehen und nach ihrem Abschluß den Höhepunkt erreichen, gehen frühere Arbeiten nicht ein. Sie greifen im äußersten Falle bis auf die schon ausgesponnenen Gamomiten zurück, die sie miteinander sich vereinigen sehen. Der Einwand, daß eine Längsspaltung bereits vorliege, auf welche, wie Farmer und Moore behaupteten[2]), eine Wiederverschmelzung folge, bleibt für anders lautende Angaben also immerhin noch denkbar. Dieses Bedenken läßt sich hingegen nicht erheben gegen bestimmte Stadien der Prosynapsis, jene, in welchen die aus dem Gerüstwerk des Kernes sich sondernden Gamosomen zu Paaren sich vereinigen und wo sich unter Umständen feststellen läßt, daß die Zahl dieser Paare der erwarteten reduzierten Zahl schon entspricht. Auch lassen sich gelegentlich auf diesem Stadium bei jenen Gonotokonten, die ungleich große Chromosomen führen, Größenunterschiede der Gamosomenpaare erkennen. So fallen unter Umständen bei *Galtonia*, die nur wenige Chromosomen führt, auch Differenzen im Umfang der einzelnen Schleifen auf, die sich aus der Synapsis herausspinnen.

Die Paarung gleich großer Chromosomen in Gonotokonten, die ungleich große Chromosomen führen, bildet in der Tat eine schwer wiegende Stütze für die Vorstellung, daß die Chromosomen unter sich ungleichwertig sind. Und nun kommt, um die Tragweite dieser Erscheinung noch zu heben, hinzu, daß man fast sicher bereits behaupten kann, daß die beiden Chromosomen jedes Paares auf verschiedene Kerne verteilt werden. Th. Boveri hat für die Verschiedenheit der Chromosomen auch einen schwerwiegenden experimentellen Beweis beigebracht[3]). In doppelt befruchteten Eiern von Seeigeln, die er zu seinen Versuchen wählte, erfolgt eine simultane Vierteilung. Solche Eier enthalten infolge ihrer doppelten

---

1) a. a. O., p. 22.

2) a. a. O., p. 106 und Fig. 2, 3, 5, 7.

3) Ergebnisse, p. 42 ff.

Befruchtung ein Drittel Chromosomen mehr als normal befruchtete und es bildet sich in ihnen eine vierpolige Spindel. Die Chromosomen eines jeden Paares können nur zwei Spindelpolen zugute kommen, da aber eine Verteilung der Tochterchromosomen auf vier Pole zu erfolgen hat, so entscheidet der Zufall darüber, welche Chromosomen in den einzelnen Kernen zusammentreffen. Die vier Blastomeren eines dispermen Keimes lassen sich künstlich voneinander trennen. Sie treten für sich die Weiterentwicklung an und man kann dann feststellen, daß diese meist verschieden ausfällt. — Auch für qualitative Verschiedenheiten im einzelnen Chromosom sucht Boveri Stützen zu gewinnen, indem er auf das ungleiche Aussehen der einzelnen Teile desselben Chromosoms in den Eiern von Ascariden und auf das Abstoßen der verdickten Enden solcher Chromosomen während der Furchung hinweist[1]). Nur die Urgeschlechtszelle, aus der sich durch gleichartige Teilungen weiterhin die Oocyten oder Spermatocyten ableiten, behält ihre unversehrten Chromosomen bei. Es handelt sich hier augenscheinlich um einen extremen Fall, der aber, eben aus diesem Grunde, auch das, worüber er uns belehren soll, in besonders auffälliger Weise zeigt.

Die sinnreichen Versuche, die Boveri anstellte, um die Ungleichwertigkeit der einzelnen Chromosomen zu erweisen, müßten auf ähnliche Weise mit Bruchstücken von Chromosomen durchgeführt werden können, um auch die Verschiedenheit der Abschnitte eines und desselben Chromosoms experimentell sicherzustellen. Ob solche Versuche durchführbar sind, läßt sich für den Augenblick bezweifeln. Doch indirekte Schlüsse dürfen wir mit steigender Wahrscheinlichkeit aus den Erscheinungen ziehen, die sich uns bei der Spaltung der Merkmale bestimmter Bastarde darbieten. Diese Erscheinungen weisen unmittelbar auf das Vorhandensein verschiedenartiger Pangene hin. Diesen Schluß habe ich bereits in dem Aufsatz über Reduktionsteilung[2]) und neuerdings in der Arbeit über die Apogamie der Eualchimillen[3]) zu begründen gesucht. Ich hob dort hervor, daß bei einem solchen Merkmalpaar, wie es, etwa durch Vereinigung der Anlagen für gelbe und grüne Kotyledonen, in einem Hybriden aus der gelben und

1) Ergebnisse, p. 26.
2) a. a. O., p. 613.
3) Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XLI, 1904, p. 150, Anm. 2.

grünen Erbsenrasse erlangt wird, nur ein Pangen Träger der gelben und eins der grünen Anlage sein könne. Denn aus der in den Gonotokonten des Hybriden erfolgenden Spaltung dieses gegensätzlichen Merkmalpaares ergeben sich für die Nachkommen solche Vererbungszahlen, wie sie mit der Annahme einer Mehrzahl von Pangenen für jedes dieser Merkmale unvereinbar sind[1]).

Wenn aber, wie mir unabweisbar erscheint, in der gelben, bezw. grünen Erbsenrasse nur ein einziges Pangen über die Ausbildung von gelben oder von grünen Kotyledonen entscheidet, so muß überhaupt jedem Pangen eine andere Aufgabe in der Ontogenie zufallen. Daß aber ein gegebenes Pangen ausschließlich nur das Merkmal gelb oder grün im Entwicklungsgang des betreffenden Organismus zu vertreten hätte, halte ich für unwahrscheinlich. Vielmehr liegt näher, anzunehmen, daß von jedem solchen Pangen eine Reihe von Impulsen in aufeinander folgenden Entwicklungszuständen ausgeht, die in letzter Instanz auch das gelbe oder grüne Merkmal in den Kotyledonen auslösen.

Da ich aus dem Zusammenhang der Erscheinungen schließe, daß in ruhenden Kernen die Pangene in den Knotenpunkten des Wabenwerkes eingeschlossen sind, so gibt, wie ich das schon einmal in dieser Arbeit hervorgehoben habe, die Zahl der Knotenpunkte, bei feinster Verteilung der Grundsubstanz, die kleinste Zahl an, die sich für die Pangene wohl überhaupt annehmen ließe. Für die Kerne der Meristeme von *Funkia Sieboldiana* bestimmte ich die Zahl der Knotenpunkte auf etwa 1200. Diese Zahl gewann ich, indem ich die Knotenpunkte annähernd kugelrunder Kerne auf möglichst zahlreichen Durchmessern zeichnete und zählte, auf die Mittelzahl gestützt die Menge der Knotenpunkte, die ein Würfel von entsprechender Seitenlänge fassen würde, berechnete und etwas mehr als die Hälfte der erhaltenen Zahl als Inhalt der Kugel annahm. Ich führte an einer früheren Stelle schon die Gründe an, die mich für die Annahme einer Mehrzahl von Pangenen in jedem Knotenpunkt des Wabenwerkes ruhender Kerne stimmen. Zu berücksichtigen wäre dabei noch, daß bei allen Kernen mit doppelter Chromosomenzahl jedes Pangen zweimal vertreten sein müßte, in jenen mit einfacher Chromosomenzahl nur einmal vorhanden zu sein braucht.

Schon 1889 hatte Th. Boveri beobachtet und es weiterhin

1) Vgl. im übrigen meine eben angeführten Aufsätze.



bestätigt gefunden[1]), daß aus kernlosen Bruchstücken von Seeigeleiern, in die ein Samenfaden eindringt, Gastrulae und Plutei hervorgehen, die beträchtlich kleinere Kerne, als es unter normalen Verhältnissen der Fall sein würde, besitzen. Diese Kerne enthalten nur die vom Spermakern stammenden Chromosomen, also gegen den gewohnten Zustand nur die Hälfte. Anderseits erreichen besondere Größe die Kerne solcher Keime, in welchen durch entsprechende Eingriffe die Zahl der Chromosomen abnorm vermehrt wurde. Th. Boveri schließt daraus mit Recht auf das Vorhandensein von Einzelgebilden im Kern, die als Individuen gelten müssen. Ihm ist jenes Verhalten eine wichtige Stütze für die Theorie der Chromosomen-Individualität[2]). Ich meine, daß diese Beweisführung sich weiter auf die Pangene ausdehnen läßt. Wäre ihre Zahl nicht eine bestimmte, so könnten durch ihre Vermehrung die Chromosomen auf eine beliebige Größe gebracht werden. Die Annahme einer feststehenden Zahl von Pangenen erklärt es auch, warum in den Meristemen von Pflanzen derselben Spezies die Zellgröße sich so konstant hält[3]). Denn durch die Kerngröße wird dort auch die Zellgröße bestimmt[4]), und so kommt es, daß kleinere Vegetationskegel schwächer entwickelter Exemplare einer gegebenen Pflanzenart ebensogroße Zellen wie die größeren Vegetationskegel kräftiger Individuen besitzen, dafür aber entsprechend weniger Zellen. — Es ist klar, daß zu solchen Vergleichen nur homologe Gewebe derselben oder verwandter Pflanzenarten, und zwar auf einem entsprechenden Entwicklungszustand, herangezogen werden dürfen, da sich mit dem Alter der Zelle die Verhältnisse von Kern- und Zellgröße ändern. Daraus erklärt sich das Ergebnis, zu dem Fr. Schwarz[5]) auf diesem Gebiete zunächst gelangt war. Er untersuchte die Größe der Kerne in den Wurzelspitzen und fand[6]): „daß in allen Geweben die Größe des Zellkernes anfangs zunimmt, um dann später wieder abzunehmen," ein

1) Ergebnisse, p. 15.

2) Ergebnisse, p. 21.

3) Mein Aufsatz über die Wirkungssphäre der Kerne und die Zellgröße. Histol. Beitr. Heft V, 1893, p. 97.

4) R. Hertwig, Über Korrelation von Zell- und Kerngröße und ihre Bedeutung für die geschlechtliche Differenzierung und die Teilung der Zelle. Biol. Centralbl. Bd. XIII, 1903, p. 49. Boveri, Ergebnisse, p. 15 ff.

5) Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des pflanzlichen Zellkerns nach der Teilung. Cohns Beiträge zur Biologie der Pflanzen, Bd. IV, 1887, p. 79.

6) a. a. O., p. 84.

bestimmtes Verhältnis zwischen Kerngröße und Zellgröße aber aus den Messungen nicht hervorgehe[1]). Doch fügte Fr. Schwarz hinzu, daß ein solches vielleicht vorhanden sei und nur die Zahl seiner Messungen zu diesem Nachweis nicht ausreiche. Dieser Nachweis ergab sich bestimmt aus den auf Veranlassung von Julius Sachs durch E. Amelung ausgeführten zahlreichen Messungen[2]), sodaß Sachs[3]) aussprechen konnte, daß homologe Organe derselben oder verschiedener Pflanzen aus nahezu gleich großen Zellen bestehen, auch wenn die Organe sehr verschiedene Größe haben. Dasselbe Resultat erzielte Th. Boveri bei dem Vergleich der Zellgröße von Riesen und Zwergen mit der von normal großen Individuen[4]), und konnte er es auf Grund von Versuchen dahin formulieren, „daß bei ganz verschiedener Ausgangsmenge an Protoplasma und somit bei ganz verschiedener Organgröße die Zellgröße die gleiche ist.“ J. J. Gerassimow[5]) gelang es in *Spirogyra*-Fäden durch Abkühlung und durch Einwirkung von Ätherlösungen, Zellen mit zwei Kernen zu erhalten. Aus diesen Zellen, die eine doppelte Kernmasse führten, gingen entsprechend dickere Fäden hervor.

Die Vorstellungen, zu denen ich gelangte, bestimmten mich auch zu dem zuvor schon gemachten Ausspruch, daß den Kernen mit reduzierter Chromosomenzahl auch nur die halbe Pangenenzahl zukomme. In den mit Generationswechsel ausgestatteten Pflanzen muß die sporophyte Generation jedes Pangen doppelt in ihren Kernen führen, ein väterliches und ein mütterliches, die gametophyte in Einzahl Pangene von väterlichem oder mütterlichem Ursprung. Es konnte sich fragen, ob diese Verschiedenheit der Zahl der Pangene zwischen Sporophyt und Gametophyt sich nicht irgendwie in der Größe der Kerne und der Zahl der Knotenpunkte ihres Wabenwerkes im Ruhezustande zu erkennen gebe, ähnlich

---

1) a. a. O., p. 88.

2) Über mittlere Zellgröße. Flora, Bd. 77, 1893, p. 176.

3) Physiologische Notizen, VI: Über einige Beziehungen der spezifischen Größe der Pflanzen zu ihrer Organisation. Flora Bd. 77, 1893, p. 70.

4) Zuletzt in der soeben erschienenen Arbeit: Zellenstudien, Heft 5, Über die Abhängigkeit der Kerngröße und Zellenzahl der Seeigel-Larven von der Chromosomenzahl der Anfangszellen, 1905, p. 62, 68.

5) Von den zahlreichen diesbezüglichen Arbeiten Gerassimows sei nur auf die letzten hingewiesen, die in Verworns Zeitschrift für allgemeine Physiologie, Bd. I, 1902, p. 220, in den Beiheften zum Botan. Centralblatt, Bd. XVIII, 1904, p. 45, dem Bulletin de la Soc. imp. des Nat. de Moscou 1904, p. 1, und in Flora, Bd. 94, 1905, p. 79 erschienen.

wie das Vorhandensein der nur halben Chromosomenzahl sich feststellen läßt. Der Vergleich der ruhenden Kerne beider Generationen stößt bei Phanerogamen auf Schwierigkeiten infolge der Reduktion, welche der Gametophyt erfahren hat. Er kann trotzdem unter Umständen instruktiv werden, so in den Samenanlagen der Gymnospermen. Samenanlagen von *Taxus baccata*, die Ende Mai 1903 fixiert worden waren, zeigten den Embryosack mit Prothalliumgewebe schon angefüllt und den Anfang der Archegonienbildung. Längsschnitte solcher Zustände, die mir von meiner früheren Arbeit[1]) her zur Verfügung stehen, weisen nun zum Teil die Kerne des Prothalliums und jene des umgebenden, dem Sporophyten angehörenden Nucellus in völlig übereinstimmendem Entwicklungszustand auf. Die Kerne des Prothalliums sind dann merklich kleiner. Bei gleich starker Körnelung zeigen die Prothalliumkerne lockereres Gefüge und ich zähle im medianen optischen Durchschnitt gegen 50 Körner in den Nucelluskernen und etwa die Hälfte in den Prothalliumkernen ab. — So auch ergab der Vergleich der Kerne der Prothallien und der ihnen noch ansitzenden jungen Pflänzchen von *Asplenium cuneatum* unserer Gewächshäuser bei gleichem Entwicklungszustand der Kerne und ähnlichem Zustand der Gewebe eine geringere Größe der Prothalliumkerne. — Ebensolche Gesichtspunkte ließen sich der Gegenüberstellung beider Generationen bei *Funaria hygrometrica* abgewinnen, wenn auch meine Untersuchung hier etwas flüchtig war. — Bei *Fegatella conica* schienen mir die ruhenden Kerne der mehrzelligen Sporen einen Vergleich mit den Kernen des Sporogonstieles zuzulassen und ich zählte bei gleich starker Körnelung über 30 Körner im optischen Durchschnitt der Kerne des Stieles, annähernd die Hälfte in den Sporen. Das mögen Andeutungen sein, bei welchen eine eingehende, dem Gegenstande ganz gewidmete Arbeit anzusetzen hätte.

Im Widerspruch zu den Ergebnissen, über die ich soeben berichtet habe, stand das, was mir die Untersuchung von *Dictyota dichotoma* darbot. Charles E. Allen hatte auf meine Bitte Thallusscheitel dieser Pflanze in Neapel fixiert und eingebettet und mir zur Beobachtung zugesandt. Die Paraffinstücke trugen die Bezeichnung: Tetraspor-, Oogonial-, Antheridial-Pflanzen und ich durfte, im Anschluß an die Williamssche Arbeit, erwarten, daß die

1) Anlage des Embryosacks und Prothalliumbildung bei der Eibe. Festschrift für Häckel, 1904, p. 3.

Thalli der die Aplanosporen tragenden Individuen größere Kerne, als die geschlechtlichen Exemplare besitzen würden. Die Ergebnisse der Untersuchung entsprachen nicht meinen Erwartungen. An den fixierten, durch parallel zur Oberfläche geführte Mikrotomschnitte zerlegten Vegetationspunkten war aus der Größe der Kerne und der Zellen auf sporophyte oder gametophyte Zugehörigkeit nicht zu schließen. Die Eisenhämatoxylinfärbung verriet auch nicht maßgebende Unterschiede im Kerninhalt. Leider fehlten Teilungsbilder in dem Material, die der Untersuchung eine unanfechtbare Grundlage gegeben hätten. Lagen, wie Charles E. Allen in jedem Einzelfall sicherzustellen suchte, und was somit anzunehmen ist, sporophyte und gametophyte Sproßscheitel für die Untersuchung vor, so müßte eben bei *Dictyota* dasselbe Kerngerüst das eine Mal die einfache, das andere Mal die doppelte Pangenenzahl bergen. Die Knotenpunkte des Wabenwerkes im ruhenden Kern würden hier bei gleicher Größe eine verschiedene Zahl von Pangenen einschließen können. Daß dies wohl möglich sei, geht aus den früheren Erörterungen hervor, die wir an das Verhältnis der Scheitelzellkerne zu den Segmentzellkernen, in den mit Scheitelzellen wachsenden Vegetationspunkten geknüpft hatten. Dort zogen wir auch schon *Dictyota* als Beispiel heran. An solchen Vegetationspunkten müssen die kleineren Segmentzellkerne ebensoviel Pangene wie der größere Scheitelzellkern führen, ungeachtet sie keine merklichen Verschiedenheiten der Dichte oder des Baues erkennen lassen. Das Wabenwerk ruhender Segmentzellkerne weist weniger Knotenpunkte auf als jenes des Scheitelzellkernes, muß also eine größere Zahl Pangene in jedem Knotenpunkt bergen. Ist das aber von Scheitelzelle zu Segmentzelle möglich, so kann das auch von Sporophyt zum Gametophyt gelten, von welchem J. Lloyd Williams schon angibt, daß sie einander äußerlich gleichen. Ja, diese Übereinstimmung der beiden Generationen im Aussehen mag zu dem geschilderten Verhalten der Kerne in Beziehung stehen. Wir haben also, falls, was anzunehmen ist, verschiedene Generationen von *Dictyota* uns zur Beobachtung vorlagen, mit einem bestimmten Fall zu rechnen, wo die Größe der Kerne sich nicht nach der Chromosomenzahl richtet, wo die Kerne mit doppelter Chromosomenzahl nicht größer als jene mit einfacher Zahl sind und daher auch keine größeren Zellen verlangen. Derartige Fälle könnten somit auch existieren, das heißt als solche erblich fixiert sein, und es wäre mit dieser Möglichkeit unter Umständen zu rechnen.

Die Versuche von Th. Boveri[1]) haben gezeigt, daß bei Seeigeln die künstliche Herabsetzung der Chromosomen auf die einfache Zahl, also auf die Hälfte, sowie die künstliche Erhöhung dieser Zahl auf das Doppelte der vorgesehenen, normal gestaltete Larven liefert, nur daß deren Kerne und Zellen entsprechend kleiner oder größer sind. — Von diesen Larven wird somit die Verkleinerung oder Vergrößerung der Kerne und Zellen vertragen ohne merkliche Funktionsstörung. Hingegen fand J. J. Gerassimow[2]), daß *Spirogyra*-Zellen leiden, wenn ihre Kernmasse nicht nur künstlich vermindert, sondern auch übermäßig vermehrt wird. Es mag sein, daß ein solches Verhalten im besonderen für Zellen gilt, die von festen Häuten umgeben sind und daß alsdann eine Änderung der ererbten Zellenmaße auf besondere Schwierigkeiten stoßen und nicht ohne Funktionsstörung sich vollziehen würde. Jedenfalls vermeiden es die Pflanzen in auffälliger Weise, ihre auf eine doppelte Chromosomenzahl eingerichtete Generation mit einfacher Chromosomenzahl zu betreiben. Sie ziehen es vor, den Reduktionsvorgang auszuschalten, falls eine apogamische Fortpflanzung erfolgen soll. Oder, wie vielleicht richtiger auszudrücken wäre, nur diese Art der Fortpflanzung ist bei ihnen anzutreffen, weil die andere, auf die halbe Chromosomenzahl eingeschränkte, sich nicht als existenzfähig erwies. Unter Umständen scheint sich auch ein solcher Notbehelf eingestellt zu haben, wie ihn Farmer, Moore und Digby[3]) für die apogamen Farne schildern, wo in dem mit einfacher Chromosomenzahl ausgestatteten Prothallium der Kern einer Zelle in die Nachbarzelle übertritt, diese dadurch auf die doppelte Chromosomenzahl bringt und zur Bildung der sporophyten Generation befähigt.

Wie hinlänglich bekannt, fallen die durch die einzige echte, früher als zweite bezeichnete Längsspaltung der heterotypischen Kernteilung erzeugten Tochterchromosomen gemeinsam demselben Tochterkern zu. Dieser Unterschied von der typischen Kernteilung, bei welcher diese Chromosomen auf zwei Tochterkerne verteilt werden, läßt sich unschwer begreifen. Denn die zwischen

1) Ergebnisse, p. 15.

2) Über die Größe des Zellkerns. Beihefte zum Botan. Centralblatt, Bd. XVIII, 1904, p. 65.

3) On the Cytology of Apogamy and Apospory. Proceedings of the Roy. Soc., Bd. 71, 1903, p. 453.

den univalenten Chromosomen jedes Chromosomenpaares der heterotypischen Teilung bestehende Wechselbeziehung wird es bedingen müssen, daß der Ansatz der Spindelfasern sich nach diesen univalenten Chromosomen und nicht nach ihren Tochterhälften richtet. Naturgemäß wird dadurch auch die Orientierung der Tochterchromosomen jedes univalenten Chromosoms zu der Kernspindel eine andere als bei der typischen Teilung. An der heterotypischen Kernspindel sind die univalenten Chromosomen jedes Paares den Polen zugekehrt, die Spaltungsfläche dieser Chromosomen steht im Prinzip senkrecht auf der Äquatorialebene; an der typischen Kernspindel wenden die einzeln eingefügten Chromosomen ihre Längshälften den Polen zu und stellen ihre Spaltungsfläche in der Äquatorialebene ein. Durch die Zugfasern werden im ersten Falle die ganzen univalenten Chromosomen, im zweiten die Längshälften der Chromosomen voneinander getrennt.

Wenn die echte Längsspaltung, die sich, weil auch der typischen Kernteilung zukommend, als typische bezeichnen ließe, in den Prophasen der heterotypischen Teilung sich vollzogen hat, so verwischt sich der Aufbau aus Iden. Auch hier mag dieser Aufbau, nachdem die Vereinigung und Trennung der univalenten Chromosomen, sowie die Bildung der Tochteriden ausgeführt ist, nicht mehr erforderlich sein. Das Dicker- und Kürzerwerden der Chromosomen muß schlechterdings mit einer Verschiebung der Pangene verbunden sein. Eine solche wird noch besonders auffällig dort, wo die Chromosomen sich nicht gleichmäßig verkürzen und verdicken, die Pangene sich vielmehr an einzelnen Stellen ihres Verlaufes sammeln und dort Anschwellungen veranlassen. So vollzieht sich die Segmentierung des Fadenknäuels in besonders auffälliger Weise bei *Cypripedium barbatum*, für welches ich aber auf Abbildungen hier nicht verweisen kann, weil K. Miyake, bei dem sich häufenden Material, diese Pflanze aus der Reihe der Untersuchungsobjekte ausschalten mußte. Anschwellungen im Verlauf des Fadenknäuels waren bei *Listera ovata* auch O. Rosenberg[1]) aufgefallen.

Ich sprach schon in meinem Aufsatz über Reduktionsteilung die Vermutung aus[2]), daß in einer Chromosomenkette, wie sie bei *Galtonia* oder *Tradescantia* ausgebildet wird, die väterlichen und mütterlichen Chromosomen miteinander abwechseln. Bei der

1) Zur Kenntnis der Reduktionsteilung, a. a. O., 1905, p. 11.
2) a. a. O., p. 601 ff.

Steigerung, welche die Wahlverwandtschaft zwischen den homologen väterlichen und mütterlichen Chromosomen im heterotypischen Kern erfährt, ließe sich denken, daß eine gewisse Anziehung über diese Grenzen noch hinausreiche und sich von väterlichen zu mütterlichen Chromosomen überhaupt geltend mache. Es wäre das zum mindesten die beste Erklärung dafür, daß solche Ketten, wie die geschilderten, in bestimmten Fällen überhaupt entstehen. Gelegentlich besteht bei *Tradescantia* eine Kette bis zum Augenblick der Kernplattenbildung fort. Aus der Art und Weise, wie die Glieder der Kette dann aber auf die beiden Seiten der Kernplatte verteilt werden (Fig. 147, Taf. V), läßt sich schließen, daß es ganz Sache des Zufalls ist, wie viel väterliche und mütterliche Chromosomen auf dieselbe Seite gelangen, wie viel von beiden jeder der beiden Tochterkerne somit erhält.

Auf Grund bestimmter Überlegungen waren auch Walter S. Sutton[1]) und Th. Boveri[2]) schon zu der Annahme gelangt, daß bei einer Reduktionsteilung nicht alle väterlichen Chromosomen dem einen, alle mütterlichen dem andern Tochterkern zugeteilt werden, daß vielmehr alle nur möglichen Kombinationen zustande kommen.

Es ist hinlänglich bekannt, daß bei der Reduktionsteilung mit Beginn der Anaphasen die Längshälften der Chromosomen meist kenntlich werden. Bestimmte Arten der Befestigung an der Spindel[3]) fördern die Trennung dieser Längshälften. Sie stellt sich besonders zeitig in der Anaphase ein und führt zur Bildung V-förmiger Figuren, wenn die beiden homologen Mutterchromosomen mit ihren Enden, oder nahe von ihren Enden an der Spindel befestigt waren. Dann kommen in der Anaphase die Längshälften jedes Chromosoms, bei Frontansicht der Spindel, nebeneinander zu liegen. Sie spreizen nach dem Äquator zu auseinander und man sieht dann, so bei *Lilium*, zwei entgegengesetzt orientierte V, oder, wie oft in tierischen Gonotokonten, zwei entgegengesetzt orientierte U, die mit ihren Schenkeln aufeinander stoßen. Wo die Paare homologer Chromosomen in mittlerer Länge ihre Befestigung an der Kernspindel fanden, kommen in der Anaphase die Längshälften jedes Chromosoms, bei Frontansicht der Spindel, hintereinander zu liegen.

1) The Chromosomes in Heredity. Biol. Bulletin, Bd. IV, 1903, p. 234.

2) Ergebnisse, p. 25, 75.

3) Diese hat K. Miyake in seinem Aufsatz eingehend behandelt.

Sie decken sich gegenseitig und pflegen weniger stark auseinander zu weichen. Falls Bilder doppelter V auch jetzt sich in der Frontansicht darbieten, beruhen sie auf einer entsprechenden Krümmung der Chromosomen. Wenn solche Chromosomen sich den Spindelpolen nähern, pflegt ihre Zusammensetzung aus zwei Längshälften noch deutlicher hervorzutreten.

Es kommt in der nun folgenden Telophase, wie Grégoire neuerdings wieder betont hat[1]), nicht zur Bildung eines kontinuierlichen Kernfadens. Es gehen vielmehr die einzelnen Chromosomen getrennt in die Veränderungen ein, die zur Entstehung des Gerüstwerkes der Tochterkerne führen. Diese Veränderungen sind, je nach der Pflanzenart, um die es sich handelt, etwas verschieden. So hat Grégoire bei *Trillium cernuum* einen extremen Fall vor sich gehabt, in welchem jedes Chromosom seine Vakuolisierung längere Zeit getrennt für sich fortsetzt, eine besondere Wandung vom umgebenden Cytoplasma aus erhält und so zu einem „Karyomeriten" wird. Erst aus der Vereinigung dieser Gebilde ging das Gerüst des Tochterkernes hervor. Meist treten die sich vakuolisierenden Chromosomen direkt in gegenseitige Verbindung und werden sofort von einer gemeinsamen Kernwandung umhüllt. Der Grad, bis zu welchem die Wabenbildung in den einzelnen Chromosomen dieser Tochterkerne anhält und die Trennung der Pangene durchgeführt wird, ist nach den Pflanzen verschieden. Davon hängt aber zugleich ab, wie weit der Tochterkern dem vollen Ruhezustand sich nähert, bevor er in die Bildung der Enkelkerne eintritt.

Daß in den Prophasen dieser zweiten, als homöotypisch bekannten Teilung, die Chromosomen der vorausgegangenen Telophase sich wieder als solche heraussondern, muß uns, nach all dem Vorausgegangenen, als fast selbstverständlich erscheinen[2]). So darf es uns auch nicht mehr Wunder nehmen, daß die Längshälften jedes ursprünglichen Mutterchromosoms, die sich bis zu den Telophasen hinein aneinander hielten, auch wieder zu Paaren vereint, so wie es aus älteren Bildern schon sattsam bekannt ist, in die Erscheinung treten. Diese einander entsprechenden Längshälften sind es, die dann zusammen der neuen Kernspindel eingefügt werden. Daß sie wirklich solche Schwesterpaare darstellen, das zeigen wieder in besonders überzeugender Weise solche Objekte

---

1) La reconstitution du noyau usw. La Cellule, Bd. XXI, 1903, p. 48.

2) Vgl. außerdem hierzu die Aufsätze von K. Miyake und J. B. Overton.

wie *Funkia* an, bei welchen die verschieden langen Chromosomen stets in gleicher Länge je ein Paar bilden[1]). — Die Chromosomen jedes Paares sind an einer homöotypischen Spindel, sowie die Längshälften der Chromosomen an typischen Kernspindeln, einem der beiden Pole zugekehrt, also rechtwinklig orientiert zu der Lage, die sie zuvor an der heterotypischen Spindel innehatten. Bekanntlich weichen bei der homöotypischen Teilung die Chromosomen meist in Gestalt einfacher Stäbchen auseinander, was dadurch bedingt ist, daß sie an der Spindel mit ihren Enden, oder nah bei diesen, befestigt zu sein pflegen.

Eine neue Längsspaltung der Chromosomen findet während der homöotypischen Kernteilung nicht statt; die beiden als heterotypische und homöotypische Kernteilung zusammengehörenden Vorgänge sind dadurch ausgezeichnet, daß der erste von ihnen die zu Paaren zusammengefügten univalenten, bereits längsgespaltenen väterlichen oder mütterlichen Chromosomen auf die Tochterkerne verteilt und dadurch in diesen die Zahl der Chromosomen auf die Hälfte der zuvor vorhandenen reduziert, der zweite von ihnen aber jene Längshälften der Chromosomen trennt, die der erste durch die Längsspaltung in seinen Prophasen vorbereitet hatte.

In meiner vor kurzem veröffentlichten Abhandlung über die Apogamie der Eualchimillen[2]) hatte ich mich mit der Frage zu befassen, was Parthenogenesis sei; diese Frage gehört auch in den Bereich der hier behandelten Aufgaben. Ich halte für Parthenogenesis die Weiterentwicklung eines echten, die reduzierte Chromosomenzahl führenden Eies, ohne Befruchtung, das heißt ohne Ergänzung seiner Chromosomen durch jene eines Spermakerns. Eine sehr eigenartige künstliche, doch tatsächlich echte Parthenogenesis ist es auch, die man bei „Merogonie" erreicht, wenn man ein kernloses Eifragment mit einem Spermakern ausstattet, und dieses nun, nur auf Chromosomen des letzteren angewiesen, in Entwicklung tritt. Parthenogenetisch bleiben die Entwicklungsvorgänge auch dann, wenn ein unbefruchtetes Ei die Zahl seiner Chromosomen aus eigener Machtvollkommenheit verdoppelt, dadurch, daß es sie der Länge nach spaltet und die Spaltungsprodukte zu einem

---

1) Vgl. hierzu meine älteren Abbildungen Taf. II, Fig. 75—82 in Reduktionsteilung, Spindelbildung usw. Hist. Beitr., Heft VI, 1900.

2) Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XLI, 1904, p. 115.

einzigen Kern vereinigt[1]). Denn auch in solchem Falle hat das Ei seine Weiterentwicklung mit der eigenen, reduzierten Chromosomenzahl angetreten. — Daß ich den Schwerpunkt der Befruchtung in die Vereinigung der väterlichen und mütterlichen Chromosomen verlege, scheint mir nach der jetzigen Sachlage unabweisbar zu sein. Andere Einwirkungen sind notwendig, um die Entwicklung des befruchteten Eies zu veranlassen, doch sie können nur als Entwicklungserreger gelten. Sie vermögen es, wie jetzt bekannt, unter Umständen ein unbefruchtetes Ei zur Entwicklung zu veranlassen und künstliche Parthenogenesis auszulösen, doch ist es dann eben ein „unbefruchtetes" Ei, das in die Keimbildung eintritt.

Parthenogenetische Entwicklung liegt nur vor, wenn sie von einem Ei eingeleitet wird, dessen Bildung eine Reduktionsteilung vorausging, es mag diese nun mehr oder weniger weit in dem Entwicklungsgang des betreffenden Organismus zurückliegen. Ein Ei von solchem Ursprung ist ein echtes Ei. Bei den mit Generationswechsel ausgestatteten Pflanzen ist es ein Produkt der neuen, als Gametophyt bezeichneten Generation. Bei Alchimillen, und soweit bis jetzt bekannt, auch den andern Angiospermen, bei denen Keimbildung ohne Befruchtung erfolgt, handelt es sich nur um eiähnliche Gebilde, deren Erzeugung eine Reduktionsteilung nicht vorausging, die nicht einer neuen gametophyten Generation, sondern dem früheren Sporophyt angehören. In meiner Alchimillen-Arbeit versuchte ich nachzuweisen, wie in solchen Fällen der Generationswechsel unterdrückt wird. Trotzdem bestimmen es die Bedingungen, unter deren Einfluß die Entwicklungsvorgänge in den Samenanlagen stehen, daß einem Embryosack und seinem Inhalt morphologisch entsprechende Gebilde ausgestaltet werden, wie denn in anderen Fällen die in einen Embryosack hineinsprossenden Nucellarzellen den Bau von Embryonen annehmen. Das einem Ei gleichende Gebilde der apogamen Alchimillen, und anderer sich ähnlich verhaltender Pflanzen, ist tatsächlich eine vegetative, nur wie ein Ei geformte Zelle des Sporophyts. — Wenn diese Zelle, was nicht der Fall zu sein scheint, eines ähnlichen auslösenden Einflusses wie ein befruchtetes Ei bedürfte, um in die Keimbildung einzutreten, so

1) Vgl. K. Kostanecki und A. Petrunkewitsch, zitiert in meinem Aufsatz über Apogamie der Eualchimillen, a. a. O., p. 120. Eine mit Verschmelzung der Teilungsprodukte eines Mutterkerns verbundene Parthenogenese haben seitdem Fritz Schaudinn für *Trypanosoma* und P. Prowazek für den ihr verwandten Flagellaten *Herpetomonas* geschildert, in den Arbeiten aus dem Kais. Gesundheitsamte, Bd. XX, 1904, p. 387 u. 440.



würde man schwerlich geneigt sein, diesen Einfluß eine Befruchtung zu nennen. Eine Keimbildung aus dieser Zelle ohne zuvorige Aufnahme eines männlichen Kerns kann ebensowenig einen Anspruch erheben als Parthenogenesis zu gelten, wie die Entwicklung einer an den Embryosack grenzenden Nucellarzelle zum Keim. Wollte man im Fortpflanzungsgang der apogamischen Eualchimillen einen Vorgang durchaus als parthenogenetisch bezeichnen, so könnte es unter allen Umständen nur der sein, durch welchen eine Archesporzelle, die den Anlauf nimmt, zur Embryosackmutterzelle zu werden, wieder in die vegetative Entwicklung einlenkt. Ihr Kern hat es bis zum synaptischen Stadium einer Reduktionsteilung gebracht, um dann eine andere Richtung einzuschlagen und sich typisch zu teilen [1]). Diese rückläufige Bewegung als eine Art Parthenogenesis aufzufassen und von einem auf solchem Wege parthenogenetisch erzeugten Ei zu sprechen, geht aber doch kaum an, da die Bezeichnung bis jetzt nur auf die parthenogenetische Weiterentwicklung der Eier selbst Anwendung fand.

Ich sah mich veranlaßt, meinen Standpunkt nochmals zu begründen, weil seitdem von Hans Winkler [2]) die Auffassung vertreten worden ist, daß es sich bei der Parthenogenesis zunächst allein um die Wiederherstellung der mangelnden Entwicklungsfähigkeit des „Eies", oder, wie es dann eigentlich heißen müßte, eines als Ei ausgestalteten Gebildes, handelt. Demgemäß tritt Hans Winkler für Parthenogenesis bei der Thymelaeacee *Wikstroemia indica* ein, weil ihre „Eier" ohne Befruchtung zur Keimbildung schreiten, ohne zuvor festgestellt zu haben, „ob und wann eine Reduktion" bei dieser Pflanze stattfindet.

Den sich wirklich parthenogenetisch entwickelnden Eiern stehen somit, nach meiner Fassung des Begriffes, nur die von einem der beiden Eltern erhaltenen, die reduzierte Zahl darstellenden Chromosomen zur Verfügung. Daß diese reduzierte Zahl die Anlage für alle Merkmale des gegebenen Organismus in sich faßt, geht aus dem Wesen der Reduktionsteilung hervor. Vor der Reduktionsteilung waren alle Anlagen doppelt vertreten, nach der Reduktionsteilung sind sie einfach vorhanden. Die reduzierte Chromosomenzahl hebt an sich die Teilungsfähigkeit eines Kernes nicht auf. Das beweisen uns alle Teilungsvorgänge, welche zwischen

1) Die Apogamie der Eualchimillen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. LXI, 1904, p. 108.

2) Über Parthenogenesis bei *Wikstroemia indica* (L.) C. A. Mey, Ber. d. Deutsch. bot. Gesellsch. 1904, p. 577.



dem Reduktionsvorgang und der Bildung der Geschlechtsprodukte liegen. Die ganze Moospflanze stellt einen solchen Abschnitt dar; die Prothallien der Pteridophyten, Gymnospermen und, soweit in Resten vorhanden, auch der Angiospermen, sind auf die halbe Chromosomenzahl eingerichtet. Wenn also ein Ei der nämlichen Pflanzen sich so schwer dazu entschließen kann, mit reduzierter Chromosomenzahl in Entwicklung zu treten, so liegt es daran, daß die Generation, die aus ihm gebildet werden soll, auf die doppelte Chromosomenzahl angepaßt ist.

Wie ich im Laufe dieser Arbeit schon erwähnte, fand Charles E. Allen vor kurzem hier, daß in der keimenden Zygote von *Coleochaete* die erste Kernteilung gleich mit einer Reduktion der Chromosomenzahl verbunden ist. Es gibt bei *Coleochaete* somit keine auf die doppelte Chromosomenzahl eingerichtete Generation. Ein Ähnliches wird sich wohl für andere Chlorophyceen ergeben, und weniger auffällig erscheinen lassen, daß für verschiedene ihrer Vertreter parthenogenetische Weiterentwicklung der Gameten so leicht bewirkt werden kann[1]).

Da in der reduzierten Chromosomenzahl die Anlagen für alle Merkmale der Art vertreten sind, so begreift man es anderseits auch, daß, falls eine auf doppelte Chromosomenzahl angewiesene Generation es vermag, parthenogenetisch in Entwicklung zu treten und diese Entwicklung mit halber Chromosomenzahl fortzusetzen, dadurch ein Ausfall von Merkmalen nicht bedingt zu sein braucht. Besonders belehrend sind in dieser Beziehung die Versuche von Th. Boveri[2]) mit kernlosen Eifragmenten von Seeigeln, in welche er einen Samenfaden eindringen ließ, auf die ich daher hier nochmals hinweise. Solche Eifragmente haben nur den einen Kern mit reduzierter Chromosomenzahl und ein Centrosom erhalten, das ihre Entwicklung auslöst. Als befruchtet können solche Eifragmente in Wirklichkeit nicht gelten, sie entwickeln sich parthenogenetisch. Th. Boveri sieht aus ihnen Gastrulae und Plutei hervorgehen, die solchen aus kernhaltigen Eifragmenten, die befruchtet wurden, somit die doppelte Chromosomenzahl führen, gleichen. Ein Unterschied besteht, wie in anderem Zusammenhang schon einmal ausgeführt wurde, darin, daß die Kerne und Zellen der ersteren etwa

1) Vgl. im besonderen G. Klebs, Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen, 1896, p. 209, 217, 321.

2) Ergebnisse, p. 15 ff.

halb so groß sind, sie dafür aber entsprechend mehr Kerne und Zellen enthalten.

Aus diesem Versuch geht schlagend hervor, daß alle Merkmale der Art in der reduzierten Chromosomenzahl vertreten sind. Wenn also die sporophyten Generationen der Pflanzen die doppelte Chromosomenzahl für ihre Entwicklung verlangen, so spielt dabei nicht der Mangel bestimmter Erbeinheiten, sondern die Chromosomenmenge eine Rolle. Innerhalb dieser Grenzen kann die Annahme von A. Petrunkewitsch[1]) zutreffen, daß die Zahl der Chromosomen als solche für eine normale Entwicklung in Betracht komme.

Die ungeschlechtliche Fortpflanzung ging der geschlechtlichen in der Entwicklung der Organismen voraus, erst durch die geschlechtliche Fortpflanzung ist die Verdopplung der Chromosomen in jedem Einzelfall bedingt worden.

Die geschlechtlichen Vorgänge stellten sich, wie angenommen werden muß, unzählige Male, unabhängig voneinander, im organischen Reiche ein, so oft als eine bestimmte Höhe der phylogenetischen Entwicklung erreicht war.

Die Pangene, welche das ungeschlechtliche Wesen in Einzahl nur besaß, wurden dann jedesmal im Befruchtungsprodukt verdoppelt.

Nicht immer brauchte diese Verdopplung die Entstehung einer neuen Generation mit doppelter Pangenenzahl, und damit einen Generationswechsel zu veranlassen. Die Chlorophycee *Coleochaete* lehrt, daß auf den Befruchtungsvorgang gleich eine Reduktionsteilung folgen und die Zahl der Pangene auf die Hälfte herabsetzen kann, womit die vor der Befruchtung bestehenden Verhältnisse wieder hergestellt sind.

Im allgemeinen wurde aber in den Entwicklungsgang eine neue Generation mit doppelter Pangenenzahl eingeschaltet.

Im Pflanzenreiche behielt bei den Bryophyten die mit einfacher Pangenenzahl versehene Generation die Herrschaft; bei den Pteridophyten mußte sie diese an die mit doppelter Zahl ausgestattete abgeben und letztere wurde nun dauernd gefördert.

Wie es bei den Phaeophyceen und Rhodophyceen sich verhält, muß noch im einzelnen ermittelt werden.

---

1) Künstliche Parthenogenese. Zoologische Jahrbücher, Supplement VII, Festschrift für Weismann 1904, Sonderabzug p. 17.



Ebenso bei den Pilzen. Etwas überraschend innerhalb der letzteren lautet die kürzlich von A. H. Trow[1]) gemachte Angabe, daß bei Saprolegnieen die Bildung der Geschlechtsprodukte aus einer Reduktionsteilung ganz unmittelbar hervorgehe. Diese Angabe verlangt der Bestätigung, und das umsomehr, als der zweite der beiden miteinander verbundenen Teilungsvorgänge es hier sein soll, der die Reduktion veranlaßt, wofür kein zweites Beispiel im Pflanzenreich bekannt ist. Sollte trotzdem wirklich eine Reduktionsteilung die Geschlechtsprodukte der Saprolegnieen bilden, so müßten diese Pflanzen nur Kerne mit doppelter Pangenenzahl in ihren Mycelien führen. Denn nur wenn jedes Pangen zweimal vertreten ist, erscheint eine Reduktionsteilung zulässig. Sonst könnten ja die Geschlechtsprodukte nur die Hälfte der nötigen Anlagen enthalten und aus ihrer Vereinigung zwar alle möglichen Kombinationen von Anlagen hervorgehen, doch nur äußerst selten sie sämtlich vereinigen. In den Kernen der sporangienbildenden Individuen von *Saprolegnia* und in deren Schwärmsporen müßten alle Pangene doppelt vertreten sein und es bliebe nichts übrig, als entweder anzunehmen, daß die jetzigen Vertreter der Saprolegnieen nicht die ursprünglichen seien, die einst die einfache Chromosomenzahl führten, oder daß letztere sich auf die doppelte Chromosomenzahl eingerichtet hätten. Gegen eine solche Annahme ließe sich aber sofort der Einwand geltend machen, daß gerade die Saprolegniaceen so leicht zu Parthenogenesis neigen[2]), somit dann aus den Eiern mit reduzierter Chromosomenzahl die mit doppelter Zahl ausgestattete Pflanze zu erzeugen hätten. Das alles hätte man bei der weiteren Untersuchung dieser Pflanzen zu berücksichtigen.

Schließlich wäre es vielleicht erwünscht, wenn den Bezeichnungen Gametophyt und Sporophyt, die sich allein nur auf Pflanzen mit einfacher und mit doppelter Chromosomenzahl anwenden lassen, solche zur Seite gestellt würden, welche auch für das Tierreich passen. Ich erlaube mir zu diesem Zwecke die Worte Haploid und Diploid, bezw. haploidische und diploidische Generation vorzuschlagen.

Die Ergebnisse dieser Arbeit drängten mich dazu, mit einer nunmehr ganz bestimmt zu formulierenden Frage an den problema-

1) On Fertilization in the *Saprolegnieae*. Ann. of Bot., Bd. XVIII, 1904, p. 541.

2) Zuerst von Pringsheim angegeben in den weiteren Nachträgen zur Morphologie und Systematik der Saprolegnieen. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. IX, 1873/74, p. 192.

tischen *Cytisus Adami* heranzutreten. Welche Erscheinungen wären bei *Cytisus Adami* zu erwarten, wenn er, der früher herrschenden, jetzt erschütterten Ansicht nach, ein Pfropfhybride sein sollte? Da hätte in dem Kallus, der dem hybriden Sproß, nach den Angaben des Gärtners Adam, den Ursprung gab, zum mindesten ein Protoplast des dem *Cytisus purpureus* entstammenden Pfropfreises mit einem Protoplasten des die Unterlage bildenden *Cytisus Laburnum* verschmelzen müssen. Die Kerne der beiden Zellen konnten dann in dem Symplasten entweder getrennt fortbestehen, oder sich vereinigen. Im ersteren Falle müßten die Nachkommen solcher Symplasten zweikernig sein, im letzteren größere Kerne aufweisen, als sie dem *Cytisus purpureus* und *C. Laburnum* eigen sind. Sollte aus irgend welchem Grunde eine Verdichtung des Inhaltes der Doppelkerne erfolgt sein und ihre Masse vermindert haben, so bliebe doch die Sicherstellung ihrer wirklichen Zusammensetzung während ihres Teilungsvorganges möglich. Denn einen teilweisen Schwund der ursprünglichen Chromosomen dürfen wir nicht annehmen und das umso weniger, als sich in den hybriden Eigenschaften des Abkömmlings ihre beiderseitigen Eigenschaften äußern.

Bei der Untersuchung der Vegetationskegel von *Cytisus Adami* waren also zu erwarten: entweder zweikernige Zellen, oder einkernige Zellen, oder Gewebeabschnitte mit zweikernigen und andere mit einkernigen Zellen; in den einkernigen Zellen eventuell größere Kerne als sie *Cytisus purpureus* und *Cytisus Laburnum* eigen sind, oder zum mindesten Kerne mit einer Chromosomenzahl, die der Summe der Chromosomen von *Cytisus purpureus* und *Cytisus Laburnum* entspräche.

Die Untersuchung ergab, daß die Vegetationskegel des *Cytisus Adami* von ausschließlich einkernigen Zellen aufgebaut sind und weder Verschiedenheit unter ihren einzelnen Zellen aufweisen, noch sonst etwas Auffälliges in ihrem Verhalten darbieten. Betont sei, daß zur Fixierung, die mit Chromosmiumessigsäure vorgenommen wurde, treibende Frühlingssprosse Verwendung fanden, und daß nur Sprosse hierzu ausgewählt wurden, die schon die ausgeprägten Merkmale des Hybriden zeigten. Darauf war zu achten, da der Baum, dem das Material entstammte, vereinzelt auch Sprosse mit den Merkmalen von *Cytisus Laburnum* und ganz vereinzelt auch solche mit den Merkmalen von *Cytisus purpureus* treibt. Die fixierten Vegetationskegel kamen, in Schnittserien zerlegt und mit Eisenhämatoxylin gefärbt, zur Beobachtung.

In Aussehen und Größe glichen die untersuchten Vegetationskegel von *Cytisus Adami* den zum Vergleich herangezogenen von *Cytisus Laburnum.* Die Vegetationskegel von *Cytisus purpureus* konnten unter Umständen etwas stärker vorgewölbt sein. Die mittlere Größe der Zellen und Kerne war in allen drei Fällen annähernd übereinstimmend, die der letzteren mit etwa 0,0065 mm Durchmesser; übereinstimmend im wesentlichen zeigte sich auch der Inhalt der Kerne, der im Hinblick darauf, daß es sich um embryonales Gewebe handelte, hier spärlich erschien. Hingegen war die Größe der Kernkörperchen im Verhältnis zu dem übrigen Inhalt nicht unbedeutend, sie betrug etwa 0,0016 mm. Man sah sie fast stets in Einzahl, nur ausnahmsweise zwei und zwar in vereinzelten Zellen, so daß sich nicht annehmen ließ, es handle sich dabei um Generationen von Zellen, deren Ursprung die Zweizahl der Nukleolen bedingt hätte. Teilungsfiguren standen in den meisten Präparaten reichlich zur Verfügung. Sie glichen einander bei *Cytisus Adami*, *C. Laburnum* und *C. purpureus* vollständig. Da Dr. Zörnig[1]) in den Gonotokonten der im hiesigen Institut untersuchten Leguminosen nur sechs Doppelchromosomen gefunden hatte, so erwartete ich in den Teilungsfiguren der typischen Kerne von *Cytisus Laburnum* und *C. purpureus* keine allzu hohen Zahlen. Die Zahl 12 erschien a priori wahrscheinlich. Eine weit höhere Zahl trat mir aber tatsächlich entgegen. Da auch andere Pflanzenfamilien ähnliche Verschiedenheiten in ihren Gattungen, ja selbst Arten derselben Gattung aufwiesen, so ist diese Erscheinung an sich nicht auffällig. In den Kernspindeln hielt es schwer, die Zahl der Chromosomen abzuzählen; letztere waren zu eng aneinander gedrängt. Die Zählung gelang hingegen in vorgeschrittenen Prophasen, wobei die Kleinheit der Chromosomen in diesem Falle dem Vorhaben zu Hilfe kam. Diese Kleinheit bedingt es hier nämlich, daß die Chromosomen nach ihrer Sonderung keine Stütze aneinander finden und diese daher an der Kernwandung suchen. Dadurch werden die Bilder ähnlich jenen der Diakinese in den Prophasen der Reduktionsteilung[2]). Die Chromosomen liegen dann

---

1) Schon erwähnt in meinem Aufsatz über Eualchimillen. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XLI, 1904, p. 149.

2) Ich habe vor kurzem (Die Apogamie der Eualchimillen, Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XLI, 1904, p. 108) die Verteilung der getrennten Chromosomenpaare an der Kernwandung in der Diakinese der heterotypischen Kernteilung als eine Erscheinung bezeichnet, die für diesen Teilungsvorgang charakteristisch ist. Als solche kann sie auch

als kurze, dünne Fäden, die öfters deutlich eine Annäherung zu Paaren erkennen lassen, an der Kernwandung. Besonders oft traten mir solche Bilder bei *Cytisus Laburnum* entgegen. Die Zählungen ergaben Werte, die einen Schluß auf das Vorhandensein von 48 Chromosomen gestatteten.

Bei *Cytisus Adami* waren die geschilderten Verhältnisse durchaus nicht anders; die Vegetationskegel boten dieselben Teilungsbilder, dieselben Chromosomenzahlen dar.

Bekanntlich erfolgen in Gewebezellen, die aus irgend welchem ontogenetisch nicht geregelten Grunde mehrkernig werden, die Kernverschmelzungen nur schwer. Das gilt sowohl für Spirogyrazellen[1]), deren Kerne nur die einfache Chromosomenzahl führen, wie für Tapetenzellen der Antheren mit doppelter Chromosomenzahl in den Kernen, wie endlich für Endospermzellen der Angiospermen, in deren Kernen jedes Chromosom dreimal vertreten ist. Selbst wenn der ruhende Kernkomplex solcher Zellen einen durchaus einheitlichen Körper zu bilden scheint, erfolgen oft Sonderungen bei den Teilungsvorgängen, und jeder Teilkern bildet dann seine eigene Teilungsfigur aus. So wie ich nach zweikernigen Zellen in den Vegetationskegeln von *Cytisus Adami* vergeblich suchte, so traten mir dort auch niemals gesonderte Kernteilungsfiguren innerhalb derselben Zelle entgegen.

Somit darf ich wohl sagen: die histologische Untersuchung der Vegetationskegel von *Cytisus Adami* spricht gegen die Annahme, daß er eine Pfropfhybride sei. Dagegen ist es mit dem Aussehen seiner Kernteilungsfiguren wohl vereinbar, daß er einen geschlechtlich entstandenen Bastard darstellt. Die beiden als Eltern anzunehmenden Arten: *Cytisus purpureus* und *Cytisus Laburnum*, stimmen in Gestalt, Größe und Zahl ihrer Chromosomen so gut überein, daß die Bildung glatter typischer Kernteilungsfiguren bei ihrem Bastard auf besondere Schwierigkeiten nicht stoßen dürfte. Bekanntlich gelingt diesem ihrem Abkömmling auch die anscheinend normale Pollenbildung, also auch die Überwindung der Reduktionsteilung,

---

jetzt noch gelten, doch mit der Einschränkung, daß ähnlich aussehende Bilder in den Prophasen der typischen Kernteilung nicht völlig ausgeschlossen sind. Jedenfalls ist es dann eine ähnliche Ursache wie bei der heterotypischen Kernteilung, welche die Erscheinung auslöst: die Kürze der Chromosomen.

1) Vgl. C. van Wisselingh, Über abnormale Kernteilung. Bot. Ztg., I. Abt., 1903, p. 289. J. J Gerassimow, Über die Größe des Zellkerns. Beihefte zum Botan. Centralbl., Bd. XVIII, 1904, p. 49.

die ihr vorausgeht. Hingegen vermag er nicht, wie vor längerer Zeit schon Caspary[1]) und Charles Darwin[2]), dann Guignard[3]) und neuerdings G. Tischler festgestellt haben[4]), normale Samenanlagen zu erzeugen. Doch bringen es in seltenen Fällen die Samenanlagen bis zur Fertigstellung eines gut entwickelten Embryosackes[5]). In solchen Fällen muß wohl die Durchführung der Reduktionsteilung zuvor gelungen sein. Allein auch solche Embryosäcke gehen schließlich zugrunde.

Das Verhalten von *Cytisus Adami*, sollte er als ein geschlechtlich erzeugter Bastard gelten, erschien zunächst auffällig, weil derartige Bastarde vor allem zur Degeneration ihres Pollens neigen. Dazu kam, daß nach den Angaben von Caspary und Charles Darwin[6]) andre geschlechtliche Bastarde von *Cytisus*-Arten, *Cytisus purpureo-elongatus* und *C. alpino-Laburnum*, der üblichen Norm sich fügen, und mangelhaften Pollen, bei gut entwickelten Samenanlagen, aufweisen. Daher auch Guignard[7]) aus dem ungewohnten Verhalten von *Cytisus Adami* noch auf einen andern Ursprung, als den sexuellen, schließen zu müssen meinte. Seitdem hat nun aber G. Tischler[8]) zeigen können, daß bei den geschlechtlich erzeugten Bastarden *Ribes Gordonianum* und *Syringa chinensis* ganz ähnliche Hemmungen in der Entwicklung der Samenanlagen wie bei *Cytisus Adami* sich einstellen. Damit tritt letzterer aus seiner isolierten Stellung heraus.

Außerdem scheint mir die ganze Erscheinung eine andre Beurteilung zu verlangen. Wir wissen jetzt, daß der eigentlich kritische Augenblick, der über die Befähigung zur geschlechtlichen Fortpflanzung entscheidet, für einen jeden Bastard mit der Reduktionsteilung zusammenfällt. Die Reduktionsteilung spielt sich

---

1) Verhandl. d. naturwiss. Ver. d. preuß. Rheinlande u. Westfalen in Bonn, 1858, Bd. XV, auch abgedruckt Flora, XVII. Jahrg., 1859, p. 122.

2) Das Variieren der Tiere und Pflanzen im Zustande der Domestikation. Übersetzt von Victor Carus, Bd. I, 1873, p. 435.

3) Observations sur la sterilité comparée des organes reproducteurs des hybrides végétaux. Bull. de la Soc. bot. de Lyon, 4e année, 1887, p. 66.

4) Über eine merkwürdige Wachstumserscheinung in den Samenanlagen von *Cytisus Adami* Poir. Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch., 1903, p. 82.

5) a. a. O., p. 86.

6) a. a. O., p. 435, 436.

7) a. a. O., p. 75.

8) Über Embryosack-Obliteration bei Bastard-Pflanzen. Beihefte zum Botan. Centralblatt, Bd. XV, 1903, p. 408.

aber genau ebenso in den Mutterzellen der Mikrosporen wie in jenen der Makrosporen ab. Vermag ein Bastard normale Pollenkörner zu bilden, so ist er in Wirklichkeit auch befähigt, befruchtungsfähige Eier zu erzeugen, und umgekehrt. Er könnte somit fertil sein. Ist er es nicht, weil entweder seine Pollenkörner oder seine Eier versagen, so liegt das nicht an der Unmöglichkeit der Reduktionsteilung, sondern an sekundären Hindernissen, die sich bei der Pollenbildung oder Ausgestaltung der Samenanlagen einstellen. Es wäre denkbar, daß ein Bastard nur infolge solcher sekundärer Hindernisse es weder zur Bildung von normalem Pollen, noch von normalen Samenanlagen bringen könnte. Der Umstand, daß Bastarde besonders oft des normalen Pollens ermangeln, während ihre Samenanlagen anscheinend funktionsfähig sind, spricht dafür, daß sekundäre Hindernisse bei der Pollenbildung sich häufiger einfinden. Für das umgekehrte Verhalten von *Cytisus Adami* ließe sich ein bestimmter Grund vorstellen. Ich finde nämlich die Pollenkörner von *Cytisus Laburnum* und *C. purpureus* so nahe übereinstimmend an Gestalt und Größe, daß hieraus ein Hindernis für die Pollenbildung des Bastardes kaum erwachsen könnte. Sein Pollen entspricht denn auch ganz jenem der vermeintlichen Eltern. Anders verhält es sich mit den Samenanlagen, die bei *Cytisus Laburnum* viel größer als bei *C. purpureus* sind, etwa im Verhältnis von 8 zu 5. Ist es da wohl zu verwundern, daß die Entwicklung der Samenanlage nicht harmonisch fortschreitet? Der Nucellus hat augenscheinlich die Tendenz, sich nach den Größenverhältnissen von *Cytisus Laburnum*, die Integumente nach jenen von *Cytisus purpureus* zu richten, und es drängt sich daher der wachsende Nucellus aus der Mikropyle hervor. Der normale Verlauf der Entwicklung ist schließlich gestört, ungeachtet die Reduktionsteilung sich unter Umständen noch vollziehen konnte. Aus der Sterilität eines Bastardes geht also seine Unfähigkeit zur Reduktionsteilung noch nicht hervor, ebensowenig als die Unmöglichkeit, zwei nahe verwandte Pflanzenarten miteinander zu kreuzen, uns über das Maß der geschlechtlichen Affinität zwischen ihnen aufklärt. Denn oft sind es nur sekundäre Einflüsse, welche das Zusammentreffen der Geschlechtsprodukte hindern, und beispielsweise bewirken können, daß die eine Spezies wohl durch die andre, jene aber nicht durch die erstere befruchtet werden kann[1]).

1) Vgl. hierzu meinen Aufsatz über fremdartige Bestäubung in den Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XVII, 1886, p. 50.

Das Studium der Vegetationspunkte von *Cytisus Adami* bietet keine Anknüpfungspunkte für die Annahme, daß jene Scheidungen der Merkmale, welche diese Pflanze in einzelnen ihrer Sprosse bietet, auf die Trennung nebeneinander fortbestehender, oder miteinander zuvor verschmolzener Kerne von *Cytisus purpureus* und *C. Laburnum*, beziehungsweise auf besondere, mit dieser oder jener Kernart ausgestaltete Zellgenerationen zurückzuführen sei. Ebenso erscheint die Annahme ausgeschlossen, daß die zu beobachtenden Kernteilungsfiguren die Entstehung ungleichwertiger Kerne veranlassen könnten. Denn es darf nicht vergessen werden, daß bei der typischen Kernteilung jedes Chromosom eine Längsspaltung erfährt und seine Nachkommen zu gleichen Teilen von ihm bedacht werden. Ungleichwertige Produkte kann nur die Reduktionsteilung liefern. Alle Kernteilungsbilder, die uns in den Vegetationskegeln von *Cytisus Adami* entgegentraten, und deren Zahl war überaus groß, erschienen genau so typisch und genau so ausgestaltet wie in den Vegetationskegeln von *Cytisus purpureus* und von *Cytisus Laburnum*.

Es bleibt mir somit nur die Annahme übrig, daß die von den beiden Eltern stammenden Chromosomen in den Kernen von *Cytisus Adami* sich annähernd das Gleichgewicht halten. Ihr Produkt sind alsdann Sprosse vom typischen Aussehen des *Cytisus Adami.* Dieses Gleichgewicht vermag aber aus unbekannten Ursachen Störungen zu erfahren, durch welche die Chromosomen der einen Art das Übergewicht erlangen, und dann die Entstehung von Sprossen veranlassen, welche in den Typus des einen Elters mehr oder weniger vollständig einzulenken vermögen. Es scheint mir fast, als ließe sich dieses Verhalten von *Cytisus Adami* bis zu einem gewissen Grade mit jenem vergleichen, das an monöcischen oder polygamen Pflanzen zu beobachten ist, die an demselben Individuum männliche und weibliche, beziehungsweise auch hermaphrodite Blüten je nach Umständen erzeugen. Auch da müssen es bestimmte, zunächst ebenso unbekannte Ursachen sein, welche über die eingeschlagene Entwicklungsrichtung entscheiden.

Um die in den Meristemen gefundene Chromosomenzahl zu kontrollieren, nahm ich auch Zählungen in den Pollenmutterzellen von *Cytisus Laburnum* vor. Die Chromosomenpaare der Kernplatten sind auch dort so zusammengedrängt, daß man sie kaum einzeln unterscheiden kann. Doch in der Diakinese des Mutterkerns ist ihre Zählung möglich. Sie ließ auf 24 Chromosomenpaare

schließen. Diese Zahl entspricht der Hälfte jener, die meist in den Meristemen erhalten wurde, ich gebe sie immerhin mit einiger Reserve an, da die Zählungen Schwierigkeiten bereiten. Trifft die Zahl, wie ich immerhin annehmen möchte, zu, so würde sie das vierfache der in den Gonotokonten der andern bisher untersuchten Leguminosen betragen. Die Pollenmutterzellen von *Cytisus purpureus* stimmen in ihrem Verhalten mit jenen von *Cytisus Laburnum* überein, und dasselbe kann ich auch für *Cytisus Adami* angeben. Nichts verrät in den Pollenmutterzellen des letzteren Entwicklungsstörungen; der Vorgang verläuft genau so wie bei *Cytisus Laburnum*, mit denselben Teilungserscheinungen. In den Chromosomenpaaren, die während der Diakinese der Reduktionsteilung an der Kernwandung liegen, ist von einer fremdartigen Zusammensetzung nichts zu erkennen. Bei den Übereinstimmungen, welche zwischen den Chromosomen von *Cytisus Laburnum* und *C. purpureus* herrschen, fehlt für die Entstehung fremdartiger Bilder, wie etwa dem Bastard der beiden *Drosera*-Arten, die sich in der Chromosomenzahl unterscheiden[1]), die Veranlassung.

Hugo de Vries weist im zweiten Bande seiner Mutationstheorie[2]) darauf hin, daß die Hypothese: *Cytisus Adami* sei eine Pfropfhybride, erst durch Caspary im Jahre 1865 Verbreitung gefunden hätte. Der Gärtner Adam nahm das an, doch seine Zeitgenossen glaubten es ihm nicht und Camuzet behauptete sogar, den Baum gesehen zu haben, dem Adam die Knospen zur Okulierung entnahm, und daß diesem Baum alle Eigenschaften des *Cytisus Adami* bereits zukamen. Hugo de Vries hält es für viel natürlicher, anzunehmen[3]), daß es sich in *Cytisus Adami* um einen gewöhnlichen, erst nachher auf *Cytisus Laburnum* gepfropten Bastard handle. Auch Correns, dem die weitgehendsten Erfahrungen auf dem Gebiete der Bastardierungen zu Gebote stehen, spricht sich ziemlich bestimmt gegen die Wahrscheinlichkeit von Pfropfhybriden aus[4]). Die Erscheinungen, die *Cytisus Adami* darbietet, sind durch das eingehende Studium der Vererbungsgesetze bei geschlechtlich erzeugten Bastarden aus ihrer isolierten Lage

---

1) O. Rosenberg, Über die Tetradenteilung eines *Drosera*-Bastards. Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch. 1904, p. 47.

2) p. 677.

3) a. a. O., p. 678.

4) In dem Referat über W. Voß, Über die durch Pfropfen herbeigeführte Symbiose einiger *Vitis*-Arten. Botan. Zeitung 1905, p. 107.

etwas herausgerückt. Die vorausgeschickte Untersuchung zeigt, daß es auch an einer histologischen Grundlage für die Annahme fehlt, daß *Cytisus Adami* ein Pfropfhybride sei.

Die zu diesen histologischen Beiträgen vereinigten Arbeiten wurden Ende Februar abgeschlossen und von der Redaktion der Jahrbücher der Verlagsbuchhandlung überwiesen. Die seitdem erschienenen Arbeiten über Reduktionsteilung konnten daher von meinen Mitarbeitern nicht mehr berücksichtigt werden. Um immerhin Stellung auch zu diesen neuen Veröffentlichungen zu nehmen, erbat ich mir das Manuskript vor Beginn des Druckes, Anfang Mai, für kurze Zeit zurück, und ergänzte es, so weit nötig. Zugleich fügte ich den letzten Abschnitt über *Cytisus* hinzu, der seinem Inhalt nach zu dieser Arbeit gehört, aber, wegen einiger fehlender Entwicklungszustände, erst mit Beginn dieses Frühjahrs fertiggestellt werden konnte.

Figuren-Erklärung.

Tafel I.

Die sämtlichen Bilder wurden nach Mikrotomschnitten ausgeführt und zwar, so weit tunlich, alle Einzelheiten in sie gleich unter dem Zeichenprisma eingetragen, damit die objektive Zeichnung durch spätere Ausführungen möglichst wenig beeinflußt würde.

Zur Fixierung diente Chromosmiumessigsäure, zur Färbung Eisenhämatoxylin.

Soweit nicht anders angegeben steht, sind die gezeichneten Zellen jungen Samenanlagen vor Anlage der Embryosackmutterzelle entnommen.

Sämtliche Bilder sind 1500 mal vergrößert.

Fig. 1—27. *Galtonia candicans* (Baker) Decne.

Fig. 1. Ruhender Kern. Fruchtknotenwandung.

Fig. 2. Fast ruhender Kern. Fruchtknotenwandung.

Fig. 3 und 4. Kerne, die den vollen Ruhezustand nicht erreichten.

Fig. 5—10. Kerne in aufeinander folgenden Stadien der Prophasen. Fig. 5 der Placenta entnommen.

Fig. 11. Nach vollzogener Sonderung der Chromosomen. *a* Polansicht, *b* Gegenpolansicht.

Fig. 12. Ebensolches Stadium. Polansicht. Fruchtknotenwandung.

Fig. 13. Ebensolcher Zustand in Polansicht.

Fig. 14. Kernplatte in Polansicht. Placenta.

Fig. 15. Kernplatte in Seitenansicht.

Fig. 16. Kernplatte in Polansicht. Fruchtknotenwandung.

Fig. 17. Dasselbe Stadium.

Fig. 18. Teilung der Kernplatte.

Fig. 19 und 20. Schräge Ansichten einer Tochterkernanlage in den Anaphasen.

Fig. 21 und 22. Ebensolche Anlage in Polansicht.

Fig. 23. Erste Prophase und fortgeschrittene Anaphase. Placenta.

Fig. 24—27. Aufeinander folgende Zustände der Telophase. Fig. 25 und 26 Fruchtknotenwandung.

Fig. 28—55. *Funkia* (*Hosta*) *Sieboldiana* Hook.

Fig. 28. Ruhender Kern. Fruchtknotenwandung.

Fig. 29. Fast ruhender Kern. Placenta.

Fig. 30—35. Aufeinander folgende Zustände der Prophasen. Fig. 31 und 34 Antherenwandung.

Fig. 36—40. Nach vollzogener Sonderung der Chromosomen. Fig. 39 Tapete des Antherenfaches. Fig. 40 Placenta.

Fig. 41. Bildung der Kernplatte in Seitenansicht. Fruchtknotenwandung.

Fig. 42. Kernplatte in Seitenansicht. Placenta.

Fig. 43. Kernplatte in Seitenansicht. Fruchtknotenwandung.

Fig. 44. Kernplatte in Polansicht. Placenta.

Fig. 45. Kernplatte in Seitenansicht.

Fig. 46. Kernplatte in Polansicht. Fruchtknotenwandung.

Fig. 47. Anaphasen. Antherenwandung.

Fig. 50. Anaphase. Nur im Tochterkern in schräger Ansicht. Fruchtknotenwandung.

Fig. 51. Ende der Anaphase. Äquatorialansicht.

Fig. 52. Ende der Anaphase. Seitenansicht.

Fig. 53—55. Aufeinander folgende Telophasen. Fig. 54 Fruchtknotenwandung.

II. Das Verhalten der Kernsubstanzen während der Synapsis in den Pollenmutterzellen von Lilium canadense.

Von

Charles E. Allen.

Mit Tafel II.

In zwei vorhergehenden Mitteilungen[1]) habe ich die heterotypischen und homöotypischen Kernteilungen in den Pollenmutterzellen von *Lilium canadense* beschrieben. Die Resultate, zu denen ich gelangte, sind kurz folgende:

Während der Synapsis gehen aus der Kernsubstanz dünne Fäden hervor, die meist zu zwei parallel nebeneinander liegen. Aus der Verschmelzung dieser Fadenpaare gehen dickere, scheinbar einfache Fäden hervor, die einen Knäuel bilden. Nach einiger Zeit findet eine Längsspaltung in diesem Knäuel statt, und zwar so, daß man vermuten kann, es hätte eine Trennung der zwei früher verschmolzenen Fäden sich wieder vollzogen. Dann segmentiert sich der Knäuel in zwölf Abschnitte, die der reduzierten Chromosomenzahl entsprechen, von denen aber jeder, gemäß seiner Entstehungsweise, aus zwei umeinander gedrehten Segmenten besteht. In den Metaphasen werden dann diese zwei Segmente jedes Paares voneinander getrennt; zuvor schon hatten sie die von Strasburger[2]) beschriebene Längsspaltung erfahren, doch ihre Längshälften werden erst in der folgenden, homöotypischen Kernteilung getrennt.

Eine Verschmelzung dünner Fadenpaare, im wesentlichen so wie ich sie bei *Lilium* fand, wurde früher schon von Winiwarter[3])

---

1) Chromosome reduction in *Lilium canadense* (Bot. Gaz., Vol. XXXVII, 1904, p. 464). Nuclear division in the pollen mother-cells of *Lilium canadense* (Annals of Botany, April, 1905).

2) Über Reduktionsteilung, Spindelbildung, Centrosomen und Cilienbildner im Pflanzenreich (Hist. Beitr., Bd. VI, Jena 1900).

3) Recherches sur l'Ovogenèse et l'Organogenèse de l'ovaire des Mammifères (Lapin et Homme). Arch. de Biol., tome XVII, 1900, p. 33.

und (wenn auch weniger deutlich) von Schoenfeld[1]) in den Gonotokonten von Säugetieren beobachtet; und im Laufe des vergangenen Jahres wurde eine ähnliche Verschmelzung in den Prophasen der heterotypischen Kernteilung von A. und K. E. Schreiner[2]) in Myxine und Spinax, von Berghs in *Allium*[3]) und *Convallaria*[4]), von Maréchal[5]) in Pristiurus und Scyllium, und von Rosenberg[6]) in *Listera*, *Tanacetum*, *Drosera* und *Arum* beschrieben.

Ist diese Schilderung der Entstehung des heterotypischen Knäuels richtig, so müssen die Vorgänge, die sich während der Synapsis abspielen, die wichtigsten der heterotypischen Teilung sein, jene vor allem, die sie von einer somatischen Kernteilung unterscheiden. Von einer genauen Kenntnis dieser Vorgänge ist somit eine wesentliche Klärung unserer Begriffe über das Wesen der Reduktionsteilung zu erwarten. Daher unternahm ich eine noch eingehendere Untersuchung aller jener Stadien, die vom Gerüstwerk im Kern der jungen Pollenmutterzelle bis zum Knäuel führen. Zu diesem Zwecke habe ich nicht nur meine älteren Präparate von *Lilium canadense* nochmals sorgfältig studiert, sondern auch neue, aus derselben Pflanzenart hergestellte Schnitte.

Diese Untersuchung wurde durch ein Stipendium von der Carnegie Institution of Washington ermöglicht und im botanischen Institut der Universität Bonn durchgeführt.

Die Fig. 1, Taf. II führt uns den Kern einer jungen Pollenmutterzelle während seines Wachstums vor, und in Fig. 3 ist ein solcher Kern gegen Ende dieser Periode dargestellt. In beiden Kernen hat man (die Kernkörperchen ausgenommen) ein unregelmäßiges Netzwerk vor Augen, das schon im Stadium der Fig. 3

1) La spermatogenèse chez le taureau et chez les mammifères en général (Arch. de Biol., tome XVIII, 1901, p. 1).

2) Die Reifungsteilungen bei den Wirbeltieren. Ein Beitrag zur Frage nach der Chromatinreduktion (Anat. Anz., Bd. XXIV, 1904, p. 561).

3) La formation des chromosomes hétérotypiques dans la sporogénèse végétale. II. Depuis la sporogonie jusq'au spirème définitif dans la microsporogénèse de l'*Allium fistulosum* (La Cellule, tome XXI, 1904, p. 383).

4) La formation des chromosomes hétérotypiques dans la sporogénèse végétale. III. La microsporogénèse de *Convallaria maialis* (La Cellule, tome XXII, 1904, p. 43).

5) Über die morphologische Entwickelung der Chromosomen im Keimbläschen des Selachiereies (Anat. Anz., Bd. XXV, 1904, p. 383).

6) Zur Kenntnis der Reduktionsteilung in Pflanzen (Botaniska Notiser, 1905, p. 1, Lund, 1905).

sich größtenteils in peripherischer Lage innerhalb der Kernhöhle hinzieht. Im allgemeinen können wir uns dieses Reticulum vorstellen, als bestehend aus Knoten, die durch relativ dünne Fäden miteinander verbunden sind. Diese Knoten zeigen starke Größenunterschiede; dasselbe gilt auch von der Dicke der sie verbindenden Fäden. Letztere sind oft verzweigt; auch kommen kurze, feine Fasern oft vor, die frei im Kernraum endigen und dem ganzen Reticulum ein zerrissenes Aussehen geben; endlich gibt es Strukturen, die sowohl als langgedehnte Knoten, als auch als besondere dicke Fäden sich deuten ließen.

Mit Safranin-Gentianaviolett-Orange gefärbte Präparate weisen manchmal einen ziemlich deutlichen Farbenunterschied zwischen den Knoten und den fadenartigen Teilen des Netzwerkes auf; jene zeigen eine stärkere Affinität für das Safranin, diese für das Gentianaviolett. Zuweilen läßt sich ein Unterschied der Färbung auch an Eisenalaun-Hämatoxylin-Präparaten bemerken, weil Eisenalaun die Fäden früher als die Knoten entfärbt. Diese Färbungsunterschiede der dickeren und dünneren Teile des Reticulums scheinen mir eher von ihren physikalischen, als von ihren chemischen Eigenschaften abzuhängen; daß sie jedenfalls nicht der von vielen Forschern bemerkten Verschiedenheit von „Chromatin“ und „Linin“ entsprechen, wird gelegentlich durch besonders günstig fixierte und gefärbte Kerne bewiesen. Einen solchen Kern habe ich nach einem Eisenalaun-Hämatoxylin-Präparat in Fig. 2, Taf. II, zur Darstellung gebracht. In ihm tritt das Chromatin in Gestalt von kleinen, dunkelgefärbten Körperchen auf, die im sehr schwach gefärbten Linin eingebettet sind. Jeder Knoten des Kerngerüstes besteht aus einer Anzahl von Chromatinkörperchen und aus dem sie umschließenden Linin; in jedem Faden ist gewöhnlich eine einzige Reihe von Chromatinkörperchen nachzuweisen; außerdem gibt es einzelne Fäden, die allem Anscheine nach lediglich von Linin gebildet werden. Die Chromatinkörperchen selbst scheinen zuweilen aus noch kleineren Körperchen zu bestehen; und diese Zusammensetzung wird auch durch die unregelmäßige Gestalt der größeren unter ihnen angedeutet.

Die Fig. 4, Taf. II, stellt einen Schnitt aus einem noch älteren Kerne dar, die Fig. 5 einen Teil eines ähnlichen Kerns in Außenansicht. In beiden Kernen war die Färbung nicht differenziert, während das der Fall ist in dem Gerüstwerk aus einem Kern vom gleichen Stadium, das uns die Fig. 6 vorführt, und wo

Chromatin und Linin deutlich gesondert sich zeigen. Es besteht auf diesem Zustand ein Gerüstwerk noch fort, aber seine Knoten sind größer als früher, seine Fäden im allgemeinen von gleichmäßigerer Dicke, während die kurzen, frei endigenden Fasern meistens fehlen. Da die Zahl der Knoten zugleich geringer wird, so scheint es sicher, daß ihre Größenzunahme, zum Teil wenigstens, eine Folge der Vereinigung einzelner Abschnitte des Gerüstwerkes zu größeren Massen ist. Nach dem eingehenden Studium zahlreicher Präparate bin ich überzeugt, daß die Zunahme an chromatischen Substanzen im Kern, im Zustand, den Fig. 3 darstellt, entweder völlig vollendet oder fast vollendet ist, und daß die Unterschiede zwischen den Stadien von Fig. 3 und 4 lediglich auf einem Sichsammeln der Bestandteile der Chromosomen beruhen, die aus dem die Wachstumsperiode charakterisierenden Gerüstwerk heraustreten. Aber kein bestimmter Abschnitt der Kernsubstanz (Fig. 4) entspricht bereits einem der zukünftigen Chromosomen und es stimmt daher, soweit ich sie feststellen konnte, die Zahl der vorhandenen Knoten nicht mit der erwarteten Zahl von Chromosomen überein. Vielfach waren viel mehr Knoten da, als es die gametophyte Zahl 12 und selbst die sporophyte Zahl 24 verlangen. Die Beziehungen zwischen Chromatin und Linin (Fig. 6) haben sich auch noch nicht wesentlich geändert; Chromatinkörperchen erscheinen in den Knoten und gewöhnlich, obwohl nicht immer, auch in den Fäden verteilt.

Als Folge weiter fortschreitender Ansammlung geschieht es manchmal, daß zwei oder mehr benachbarte Knoten dicht aneinander zu liegen kommen, oder daß sie scheinbar verschmelzen, um einen dicken, unregelmäßigen Strang zu bilden. Beispiele dieser Art sind in Fig. 7 und 8 dargestellt. Wahrscheinlich gehören die so zusammengefügten Gebilde einem einzelnen somatischen Chromosom an; da aber keine Regelmäßigkeit in der Erscheinung herrscht, und in irgend einem Kern nur ein relativ kleiner Teil der chromatischen Substanz sich in solchen länglichen Massen sammelt, so erscheint es auch auf diesem Stadium noch ganz unmöglich, die Grenzen irgend eines besonderen Chromosoms zu bezeichnen.

Kurz nach Beginn der eben beschriebenen Vorgänge stellt sich eine neue Erscheinung ein, nämlich eine gegenseitige Annäherung besonderer Abschnitte des Netzwerkes in Paaren. Die an dieser Paarung beteiligten Gebilde sind entweder die einzelnen Knoten, die Fäden, oder die zuvor erwähnten dickeren Stränge. Beispiele

der Annäherung dieser verschiedenen Elemente zu Paaren stellen die Figuren 8—10 dar. Im Falle einer Paarung der Knoten kommt häufig eine scheinbare, mehr oder weniger weit fortgeschrittene Verschmelzung vor (an mehreren Stellen in Fig. 8 zu sehen). Ob freilich Paarung verschiedener oder nur die Zusammenziehung der zu demselben Chromosom gehörenden Bestandteile vorliegt, ist in jedem Einzelfall nicht zu entscheiden. Wo aber dickere Stränge, und besonders wo Fäden ausgebildet sind, da deutet ihre Parallelstellung die Paarung an (Fig. 9, 10). Die Erscheinung einer solchen Anordnung ist häufig sehr auffällig, und ihre Bedeutung, besonders wenn spätere Ereignisse in Betracht gezogen werden, nicht zu unterschätzen. Auch auf früheren Stadien (Fig. 1—4) sind parallel- oder annähernd parallellaufende Fäden hin und wieder zu sehen, doch ist die Erscheinung nicht häufiger, als sie in einem so zahlreiche Fäden aufweisenden Reticulum zu erwarten ist. In jenen späteren Stadien (Fig. 8—10) treten dagegen parallele Stränge und Fäden viel zu häufig auf, als daß diese Erscheinung dem bloßen Zufall zugeschrieben werden könnte. Meiner Meinung nach wird diese Erscheinung nur begreiflich durch die Annahme, daß nicht nur die Bestandteile eines jeden Chromosoms sich jetzt wieder sammeln, um dieses Chromosom zu rekonstruieren, sondern daß je zwei solcher Chromosomanlagen bestrebt sind, sich nebeneinander zu bilden. Mit einem Worte, die beobachtete Paarung der Bestandteile des Gerüstwerkes ist der Ausdruck eines Strebens nach einer paarweisen Annäherung der Chromosomen.

Das auffälligste Ergebnis dieser Annäherungsvorgänge ist eine allmähliche Ansammlung der Kernbestandteile; diese Ansammlung dauert fort (Fig. 11—13), bis daß die gesamten chromatischen Substanzen dicht zusammengedrängt sind und deshalb einen verhältnismäßig nur kleinen Teil des Kernraums einnehmen. Der Anfang dieser Verdichtung ist in Fig. 8 und 10 zu sehen; sie hatte auch in einem Kern schon begonnen, dem Fig. 9 entnommen ist, die nach einem Schnitt dargestellt wurde, der durch den verdichteten Teil des Kernes ging. Die Verdichtung kann anfangs sowohl zentral als auch seitlich im Kernraum erfolgen; zuletzt ist sie aber immer seitlich und dann gewöhnlich in inniger Berührung mit dem entsprechenden Teil der Kernwandung. Gleichzeitig mit dem Zustandekommen dieser seitlichen Ansammlung ändern sich die Verhältnisse zwischen den Knoten und Fäden. Die Fäden werden allmählich länger (Fig. 11—13, 16), die Knoten ent-

sprechend kleiner und weniger zahlreich, um schließlich (Fig. 19) vollständig als solche zu verschwinden. Während dieser Umwandlung strecken sich die Knoten zunächst zu verhältnismäßig dicken Fäden, die dann weiter länger und schmäler werden in dem Maße, als die Erscheinung fortschreitet. Zunächst fallen oft bedeutende Dickenunterschiede zwischen den verschiedenen Fäden auf; in späteren Stadien (Fig. 16, 19) stellt sich jedoch eine größere Gleichförmigkeit in dieser Beziehung ein.

Der Übergang vom Netzwerk zum Knäuel erfordert den Schwund der ursprünglich vorhandenen Anastomosen. Dieser vollzieht sich allmählich, so wie es aus meinen Bildern (Fig. 11—13, 16) zu ersehen ist. Es wäre denkbar, daß während der Knäuelbildung alle Kernsubstanzen sich auf bestimmten Fäden sammeln, und daß die nicht im Bereich dieser Fäden zuvor befindlichen Bestandteile pseudopodienartig auf sie eingezogen werden; man kann sich aber auch vorstellen, daß ein unregelmäßiger Knäuel von Anfang an wirklich vorhanden sei und durch die Berührung seiner Teile die Anastomosen zustande kämen; diese müßten alsdann während der Ausbildung der regelmäßigeren Anordnung verschwinden. Ob wirklich der eine der gedachten Vorgänge oder auch beide zugleich für die Umwandlung des Netzwerkes in den regelmäßigen Knäuel in Betracht kommen, habe ich nicht bestimmt entscheiden können; jedoch glaube ich sicher, daß es wenigstens in früheren Stadien (Fig. 3 und 4) der erstgenannte, mit pseudopodienähnlicher Einziehung der Fortsätze verbundene Vorgang ist, der die Ansammlung der Kernsubstanzen zu relativ großen Massen veranlaßt.

Infolge der zuvor erwähnten Anordnung der verdichteten Kernpartien zu Paaren zeigen sowohl die neugebildeten, als auch die älteren Fäden sehr häufig annähernd parallelen, paarweisen Verlauf (Fig. 11, 12). Mit fortschreitender Verdichtung der Kernsubstanzen (Fig. 13, 16) wird es immer schwieriger, die Anordnung ihrer einzelnen Bestandteile zu erkennen; doch gewähren Anknüpfungspunkte hierfür jene Fäden, die zuweilen aus der synaptischen Anhäufung in die inhaltsarmen Regionen des Kernraumes sich erstrecken. Solche Fäden sind sehr oft paarig und parallel (Fig. 13, a und b, Fig. 16, a). Am besten werden wir aber über die in Frage stehende Anordnung belehrt durch dünne tangentiale Schnitte, die durch die dichte Anhäufung selbst gehen (Fig. 14, 17, 18). Fig. 14 stellt die Oberflächenansicht eines Kernes von ungefähr demselben Stadium wie Fig. 13 dar. Fig. 14 wäre mit Fig. 5 zu

vergleichen, welche das entsprechende Bild eines praesynaptischen Kernes darstellt. Die weitere Streckung der Knoten, die entsprechende Zunahme der fadenartigen Gebilde und ihre parallele Anordnung sind aus Fig. 14 deutlich zu entnehmen. In Fig. 15, die uns einen fast tangentialen Schnitt aus einem ähnlichen Kerne vorführt, bemerkt man dieselbe parallele Anordnung der Fäden; außerdem gestattet dieses instruktive Präparat eine leichte Unterscheidung des Chromatins und Linins in den Fäden.

In dem Maße, als die Weiterentwicklung fortschreitet, wird die parallele Anordnung der Fäden immer auffallender; in tangentialen Schnitten, wie solche in Fig. 17 und 18 (aus Kernen im Stadium von Fig. 16) zur Darstellung kamen, ist sie oft sehr ausgeprägt. Viele Knoten sind noch vorhanden, aber meistens sind sie kleiner als zuvor. Die Fäden der Paare sind jetzt nicht nur annähernd parallel, sondern oft dicht aneinander geschmiegt und mehr oder weniger zusammengedreht. Zuweilen (wie zB. in Fig. 18a) scheinen die parallelen Fäden stellenweise zu einem einzigen dickeren Faden verschmolzen zu sein. Ähnliche Erscheinungen sind zuweilen in noch früheren Stadien zu beobachten (zB. in Fig. 14a), jenen also, welche die Bildung der Fäden durch Streckung der Knoten zeigen. Aus solchen früheren Stadien (Fig. 14) empfängt man den Eindruck, daß eine scheinbare Verschmelzung der Knotenpaare vor ihrer Umgestaltung in Fäden sich stellenweise schon vollzog; und es ist wohl möglich, daß dieser Verschmelzungsprozeß hier und dort vor der Knäuelbildung vollendet wird, sodaß der sich streckende Faden nicht doppelt, sondern gleich einfach ist und dann dementsprechend die doppelte Dicke besitzt. Doch das Studium der auf Fig. 14 folgenden Stadien beweist, daß auf solche Art, wenn überhaupt, die Fadenbildung sich nur ausnahmsweise hier vollzieht, und daß im allgemeinen zwei dünne Fäden ausgesponnen werden. Solche Verhältnisse, wie in Fig. 18a, sind wohl nur durch nachträgliche, stellenweise Verschmelzung sonst noch getrennt sich zeigender Fäden zustande gekommen.

In einem Kern, wie ihn Fig. 19 darstellt, sind die sämtlichen Knoten bereits verschwunden; das Netzwerk ist nunmehr völlig zu einem Knäuel umgestaltet. Dieser Knäuel besteht aus Fäden von zwei Sorten, die durch ihre verschiedene Dicke sehr leicht unterscheidbar sind. Obgleich sowohl die dünneren Fäden, als auch die dickeren, kleine Unterschiede des Durchmessers aufweisen, so fällt doch die große Übereinstimmung auf, welche in dieser Be-

ziehung zwischen den Fäden derselben Kategorie herrscht. Wirkliche Übergänge fehlen. Die dünneren Fäden sind regelmäßig gepaart; gelegentliche Ausnahmen von dieser Regel können wohl infolge einer Trennung oder Verschiebung der Teile beim Schneiden entstehen. Die im allgemeinen parallelen Fäden eines Paares sind zuweilen umeinander gedreht; stellenweise sind sie auch verschmolzen, um einen den dickeren Fäden entsprechenden Faden zu bilden. Niemals habe ich einen Kern gesehen, der nur die dünneren unverschmolzenen Fäden enthielte. Das Ausbleiben eines solchen Stadiums scheint dadurch erklärlich, daß die verschiedenen Teile des Knäuels nicht gleichzeitig gebildet werden, sondern daß die Umwandlung des Netzwerkes in den Knäuel, wie schon bemerkt wurde, ein allmählicher Prozeß ist, und daß die Verschmelzung einzelner Fadenpaare sich schon vollziehen kann (Fig. 18), während eine Anzahl Knoten aus den früheren Stadien im Innern der Ansammlung noch vorhanden ist. In Fig. 20 und 21 sind aus tangentialen Schnitten von Kernen im Stadium der Fig. 19 einzelne Fäden noch besonders dargestellt.

Die Allmählichkeit des Verschmelzungsprozesses beweisen auch die Figuren 22 und 24, die späteren Stadien, als Fig. 19, entstammen. Schließlich ist, wie in Fig. 26, die Verschmelzung in allen Teilen des Knäuels vollendet. Nunmehr ist ein einziger, verhältnismäßig dicker Faden vorhanden, der in seinem Aussehen kein Zeichen seiner Entstehungsweise verrät. In Schnitten vom Stadium der Fig. 22 und aus späteren Stadien, welche dick genug sind, um den ganzen Kern in sich zu fassen, habe ich niemals freie Enden von Kernfäden gefunden. Für die früheren dichten synaptischen Stadien ist ein ähnlicher Nachweis natürlich nicht zu erbringen. Auf dem Zustand der Fig. 22 ist, allem Anschein nach, schon ein ununterbrochener Faden da, während im Stadium der Fig. 16 freie Enden sichtbar sind, die bestimmt ihre Entstehung dem Messer nicht verdanken können. Zu welcher Zeit und in welcher Weise diese freien Enden verschwinden und der Knäuel ununterbrochen wird, habe ich nicht feststellen können.

In Fig. 23 habe ich Teile von verschmelzenden Fäden aus dem Stadium der Fig. 22 dargestellt, welche den Unterschied von Chromatin und Linin zeigen. Jeder dünne Faden enthält eine einzige Reihe von Chromatinkörperchen, deren Größe und Form augenscheinlich dieselbe ist, wie zuvor im Netzwerk (Fig. 2, 6, 15). Diese Chromatinkörperchen sind in diesem und in späteren Stadien

als „Chromomeren“ bezeichnet worden. Die Fäden pflegen sich in solcher Weise einander zu nähern (Fig. 23), daß ihre Chromomeren im allgemeinen einander gegenüber zu liegen kommen. Der Verschmelzung der Fäden folgt, meistens unmittelbar, eine Vereinigung der in gegenseitige Berührung kommenden Chromomerenpaare. Infolgedessen weist dann der Knäuel größtenteils eine einfache Reihe verhältnismäßig großer Chromomeren auf, deren jedes aus der Vereinigung zweier kleinerer hervorgegangen ist. Diese Verschmelzung der Chromomeren stellt den Abschluß der gesamten bisher beschriebenen Vorgänge dar; und der augenscheinliche Zweck der Bildung des langen eigentümlichen Knäuels der heterotypischen Kernteilung ist die Anordnung der Chromomeren in zwei parallelen Reihen, damit sie in Paaren zusammengebracht werden.

Die Fig. 25 stellt die Knäuelstruktur im Stadium von Fig. 24 dar, also bevor die Verschmelzung der Fäden ganz vollendet ist, und Fig. 27 diese Struktur zu einer Zeit, wo der Knäuel, wie in Fig. 26, aus einem einzigen dicken Faden bereits besteht. Aber selbst in diesem Stadium sind die Chromomeren nicht in allen Fällen verschmolzen; zuweilen (Fig. 27) bleiben die kleinen Körperchen eines Paares noch unterscheidbar. Endlich ist aber (Fig. 28) im Stadium des gleichmäßig ausgebildeten Knäuels die Verschmelzung überall vollendet, und der dicke Faden weist nur eine einzige Reihe von Chromatinkörperchen auf.

Zwischen den Chromomeren fallen unter Umständen Größenunterschiede auf. Zuweilen (Fig. 27a) scheint ein Chromomer in einem der beiden Fäden ohne Paar im andern Faden geblieben zu sein. Doch ein solches Bild kann auch durch eine Drehung des Fadens an der betreffenden Stelle veranlaßt sein, sodaß ein sicheres Urteil nicht zu fällen ist, umso weniger, als die Paarung sonst eine auffallende Gleichmäßigkeit aufweist.

Die in der vorliegenden Abhandlung beschriebenen Vorgänge, welche im Resultat die Umwandlung des Netzwerkes des sogen. „ruhenden“ Kernes in den heterotypischen Knäuel bewirken, können wir, wie folgt, zusammenfassen:

1. Das Sichsammeln der zu einem somatischen Chromosom gehörigen Substanzen und die dadurch bedingte Bildung relativ großer Massen, deren Zahl aber wesentlich größer ist als diejenige der Chromosomen. Diese Massen sind durch Fäden von annähernd gleichmäßiger Dicke zu einem Netzwerk verbunden.

2. Eine Annäherung von zwei somatischen (vermutlich vom Vater und von der Mutter stammenden) Chromosomen bezw. Substanzgruppen und darauf folgende Paarung dieser aus Knoten und Fäden bestehenden Gruppen mit gleichzeitiger „synaptischer“ Zusammenziehung der ganzen Kernmasse nach einer Seite des Kernraums.

3. Eine Streckung aller sichtbaren Kernstrukturen (ausgenommen die Kernkörperchen) zu langen, dünnen Fäden, welche paarweise nebeneinander zu liegen kommen und schließlich verschmelzen.

4. Das Verschwinden der Anastomosen des Netzwerkes und die nicht ganz aufgeklärte Bildung nur eines (zuerst doppelten) Fadens, sodaß auf dem nächsten Stadium ein ununterbrochener Knäuel vorhanden ist.

5. Eine einreihige Verteilung der Chromatinkörperchen (Chromomeren) in jedem Faden, Gegenüberstellung der Chromomeren zweier paralleler Fäden und ihre auf die Fadenverschmelzung folgende Vereinigung in Paaren, die zur Bildung einer einzigen Reihe relativ großer Chromomeren führt.

Figuren-Erklärung.

Tafel II.

Alle Figuren beziehen sich auf *Lilium Canadense*. Sie wurden nach Mikrotomschnitten mit Hilfe der Abbéschen Camera lucida gezeichnet, unter Anwendung der Leitzschen Ölimmersion, Objektiv $^1/_{16}$, Okular 4, Vergrößerung 1800 mal.

Fig. 1. Kern der Pollenmutterzelle im Wachstum begriffen.

Fig. 2. Ähnlicher Kern; Chromatin und Linin unterscheidbar.

Fig. 3. Kern am Ende der Wachstumsperiode.

Fig. 4. Kern gerade vor Beginn der Synapsis.

Fig. 5. Tangentiale Ansicht eines Teils des Kernreticulums, dasselbe Stadium wie Fig. 4.

Fig. 6. Kern im Stadium von Fig. 4; Chromatin und Linin sind zu unterscheiden.

Fig. 7—10. Erste Anzeichen der synaptischen Ansammlung.

Fig. 11—13. Frühe Synapsisstadien.

Fig. 14. Tangentiale Ansicht eines Teils des Kernreticulums, im Stadium von Fig. 13.

Fig. 15. Kern ungefähr in dem gleichen Stadium wie in Fig. 13; Chromatin und Linin sind zu unterscheiden.

Fig. 16. Synapsis; die Kernsubstanz großenteils in Gestalt von Fäden, jedoch viele Knoten noch vorhanden.

Fig. 17—18. Tangentiale Schnitte der synaptischen Ansammlung. Stadium von Fig. 16.

Fig. 19. Späteres Synapsisstadium; die sämtlichen Knoten schon in Fäden umgestaltet, und diese zum Teil paarweise verschmolzen.

Fig. 20—21. Tangentiale Schnitte, Stadium von Fig. 19.

Fig. 22. Etwas späteres Stadium; Fadenverschmelzung noch nicht vollendet.

Fig. 23. Teil des Knäuels im Stadium von Fig. 22; Chromatin und Linin zu unterscheiden; Chromomeren paarweise einander genähert und miteinander verschmelzend.

Fig. 24. Noch späteres Stadium; Fäden nur stellenweise doppelt.

Fig. 25. Teil des Knäuels, Stadium von Fig. 24; die Chromomeren sichtbar.

Fig. 26. Kern, in welchem die Fadenverschmelzung vollendet ist; ein wahrscheinlich ununterbrochener Knäuel vorhanden.

Fig. 27. Teil des Knäuels, Stadium von Fig. 26; die Chromomeren sichtbar.

Fig. 28. Teil des postsynaptischen Knäuels, eine einzige Reihe von relativ großen Chromomeren enthaltend.

III. Über Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Monokotylen.

Von

Kiichi Miyake.

Mit Tafel III, IV, V.

Die Frage über das Bestehen oder Nichtbestehen einer Reduktionsteilung ist bis jetzt weder von den Zoologen noch von den Botanikern endgültig gelöst worden. Die Mehrzahl der diesbezüglichen botanischen Arbeiten der letzten Jahre sprach sich gegen die Annahme der Reduktionsteilung aus, und man hat gewissermaßen den Eindruck bekommen, daß diese Frage wenigstens im Pflanzenreich beinahe entschieden sei. Im Sommer 1903 erschien die vorläufige Mitteilung von Farmer und Moore[1]), in welcher die Autoren behaupteten, daß bei der ersten oder heterotypischen Teilung in Pflanzen oder Tieren eine Reduktionsteilung vorliege. Ihr folgten die Arbeiten von Gregory[2]), Williams[3]), Strasburger[4]) und Rosenberg[5]), welche in den Hauptpunkten den Angaben von Farmer und Moore zustimmten. Lotsy[6]) hat sich ebenfalls auf Grund seiner theoretischen Untersuchungen der Farmer-Mooreschen Ansicht angeschlossen. Anderseits sind Grégoire[7]), Berghs[8])

---

1) New Investigations into the Reduction Phenomena of Animals and Plants. Proc. of the Roy Soc., Vol. 72, 1903, p. 104 ff.

2) Spore-Formation in Leptosporangiate Ferns. Ann. of Bot., Vol. 18, 1904, p. 141 ff. — Vorl. Mitteilung dazu in Proc. of the Roy. Soc., Vol. 73, 1904, p. 86 ff.

3) Studies in the Dictyotaceae, I. Ann. of Bot., Vol. XVIII, 1904, p. 141 ff.

4) Über Reduktionsteilung. Sitzungsber. d. Kgl. Preuß. Akad. d. Wiss., Phys.-math. Kl., Bd. XVIII, 1904, p. 587 ff.

5) Über die Reduktionsteilung in *Drosera*. Stockholm 1904.

6) Die Wendung der Dyaden beim Reifen der Tiereier als Stütze für die Bivalenz der Chromosomen usw. Flora, Bd. XCIII, 1904, p. 65 ff.

7) La réduction numérique des Chromosomes et les cinèses de Maturation. La Cellule, T. XXI, 1904, p. 297 ff.

8) La formation des Chromosomes hétérotypiques dans la Sporogénèse végétale, I. La Cellule, T. XXI, 1904, p. 173 ff.; —, II. La Cellule, T. XXI, 1904, p. 383 ff.; —, III. La Cellule, T. XXII, 1904, p. 43 ff.

und Allen[1]) zu Resultaten gelangt, die vom Farmer-Mooreschen Schema abweichen. Jedoch keiner von den dreien ist geneigt, sich gegen die Reduktionsteilung zu erklären. Grégoire und Berghs sind der Meinung, daß ihre Befunde für eine Reduktionsteilung sprechen und zwar im ersten Teilungsschritt, worin sie trotz ihrer Abweichungen in den Beobachtungsangaben auf der Seite von Farmer und Moore stehen.

Diese neue für die Annahme einer Reduktion günstige Auffassung unter den Botanikern ist großenteils beeinflußt durch die neuen Befunde auf dem Gebiete der Bastardierung; denn das Mendelsche Spaltungsgesetz der Hybriden scheint schwer erklärlich ohne die Annahme der Reduktionsteilung. Jedoch sind unsere Beobachtungsergebnisse zur Entscheidung der Frage noch zu mangelhaft; eingehende Beobachtungen, die weiteres Tatsachenmaterial liefern, erscheinen dringend von Nöten. So hat denn auch diese Mitteilung den Zweck, zu der nötigen Masse der Tatsachen einen Bruchteil beizutragen.

Erst nach dem Erscheinen der Farmer-Mooreschen Arbeit habe ich angefangen, mich im Bonner Institut mit dieser Frage zu beschäftigen. Meine anfängliche Absicht war, eine möglichst große Anzahl von Pflanzen, welche den verschiedenen Familien der Monokotylen und Gymnospermen angehörten, zu untersuchen, während J. B. Overton die entsprechende Bearbeitung der Dikotylen übernahm. Ich habe zu diesem Zweck die verschiedenen Entwicklungsstadien der Antheren von über 40 verschiedenen Pflanzenarten welche zum Teil im Freien wild wachsen, aber großenteils im Bonner botanischen Garten kultiviert werden, fixiert und meistens in Paraffin eingebettet. Der große Zeitaufwand, der für die eingehende Untersuchung der einzelnen Objekte notwendig war, gab mir Veranlassung, mich für die diesmalige Mitteilung hauptsächlich auf folgende Arten der Monokotylen zu beschränken: *Galtonia candicans*, *Iris Pseud-Acorus*, *Iris spuria*, *I. florentina*, *I. pallida*, *Lilium Martagon*, *Lilium candidum*, *Allium Cepa*, *Allium Moly*, *Allium Victorialis*, *Funkia Sieboldiana*, *Tradescantia virginica*. Außerdem habe ich untersucht eine große Reihe älterer Präparate, welche Strasburger und Körnicke zu früheren Untersuchungen gedient hatten und die hauptsächlich die verschiedenen Teilungsstadien der Pollenmutterzellen von *Lilium*, *Funkia*, *Yucca*, *Galtonia*, *Tradescantia* usw. enthielten.

---

1) Chromosome Reduction in *Lilium Canadense*. Bot. Gaz., Vol. XXXVII, 1904, p. 464 ff.



Zur Fixierung habe ich vornehmlich die bekannte Flemmingsche Lösung von Chrom-Osmium-Essigsäure in verschiedenen Konzentrationen gebraucht. Die fixierten Objekte, welche, wie sonst üblich, in Paraffin eingebettet waren, zerlegte ich meistens in 5—15 μ dicke Schnitte. Für die Untersuchung des Synapsisstadiums wurden dünnere Schnitte vorgezogen, meistens von 5 μ, oder manchmal noch dünnere. Das Knäuelstadium, besonders das Stadium der Segmentierung des Knäuels, ließ sich meist nur an besonders dicken Schnitten gut untersuchen, so daß solche von 12—15 μ Dicke oder noch dickere, je nach der Größe des Kerns, hergestellt wurden. Die Färbung der Schnitte erfolgte entweder nach dem Flemmingschen Safranin-Gentianaviolett-Orange-Verfahren oder unter Anwendung von Heidenhains Eisen-Alaun-Hämatoxylin.

Bevor ich auf die Schilderung meiner Beobachtungen eingehe, möchte ich hervorheben, daß, solange wir die Einzelheiten der Teilungsvorgänge nur mit fixierten Objekten verfolgen, den mikroskopischen Befunden eine absolute Sicherheit nicht zugesprochen werden darf. In fixierten Präparaten ist es überhaupt schwer, eine scharfe Grenze zwischen der normalen Struktur und dem durch Fixierung entstandenen Artefakt zu ziehen. Die Trennung, Verschmelzung oder sonstige Lagen- und Formveränderung der verschiedenen Kernbestandteile während der Teilung, welche den Hauptgegenstand unserer Kontroversen bilden, sollten eigentlich in lebendem Zustande untersucht werden. Das Studium des Teilungsmechanismus an fixierten Zellen erscheint ebenso anfechtbar, wie die Schlußfolgerung, welche man aus den anatomischen und histologischen Befunden der Organe eines Tierkörpers auf deren Funktion zieht. Aber die jetzigen Untersuchungsmittel und -methoden erlauben uns nicht, die Einzelheiten des Kernteilungsmechanismus in den lebenden Zellen zu erforschen, und wir müssen uns begnügen, die wichtigsten Fragen der Cytologie auf die Ergebnisse unserer Studien an toten Zellen zu stützen. Es ist deshalb kein Wunder, daß unter den Forschern, die sich mit dieser Frage beschäftigen, weitgehende Meinungsverschiedenheit herrscht und daß selbst jene, welche sich am eingehendsten mit dem Problem befaßt haben, nicht selten in ihren Ansichten schwankten, wobei sie meist geneigt waren, sich zugunsten der gerade herrschenden theoretischen Anschauung zu entscheiden.

Ich selbst habe innerhalb des vollen Jahres, das ich fast ununterbrochen diesen Problemen widmete, oft beim Erklärungs-

versuch der mikroskopischen Befunde meine Auffassung geändert. Dabei bin ich immer bestrebt gewesen, mich von dem Einfluß der Theorien möglichst frei zu halten, um einen unparteiischen Schluß aus den beobachteten Tatsachen zu ziehen.

Die vorliegende Mitteilung bezieht sich hauptsächlich auf die zwei aufeinander folgenden Teilungen in den Pollenmutterzellen der genannten Monokotylen. Die meisten dieser Pflanzen wurden schon früher von anderen Forschern untersucht, die ihre Resultate, gewöhnlich mit Zeichnungen ausgestattet, veröffentlichten. Ich halte es deshalb für zweckmäßig, die Zahl meiner Bilder möglichst zu beschränken, um unnötige Wiederholungen zu vermeiden, und gleichzeitig verweise ich an den betreffenden Stellen auf die Zeichnungen von früheren Autoren, soweit sie, meiner Ansicht nach, richtig ausgeführt sind. Inbezug auf die Literaturangaben werde ich mich auch auf das Notwendigste beschränken, da diese von anderen Autoren wiederholt in der letzten Zeit zusammengestellt worden sind.

Ergebnisse der Beobachtungen.

Der Kern der Pollenmutterzelle geht kurz nach seiner Bildung in das sogenannte Ruhestadium über. Er enthält ein netzartiges Gerüst von Lininfäden, in welches Chromatinkörner von verschiedener Größe eingelagert sind. Die Ausdrücke Linin und Chromatin möchte ich hier gebrauchen nur nach dem Verhalten der Substanzen gegen Farbstoffe, mich aber im übrigen nicht über ihren chemischen oder morphologischen Wert aussprechen. Nach van Wisselingh[1]) soll das Kerngerüst aus kleinen Körperchen, Klümpchen und Körnern bestehen, welche miteinander durch dünne Fädchen verbunden sind. Die Körperchen und Fädchen sind nach ihm von gleicher Natur und will er deshalb in dem Gerüste zwei Bestandteile, Linin und Chromatin, nicht unterscheiden. Grégoire und Wygaerts[2]) bestätigen in den Hauptpunkten die Angabe van Wisselinghs. Auch sie wollen im Kerngerüst Linin und Chromatin nicht unterscheiden; alles ist nach ihnen Chromatin. In den ruhenden Kernen der Pollenmutterzellen der von mir untersuchten Pflanzen konnte ich immer schwach sich färbende, vielfach

1) Über das Kerngerüst. Bot. Ztg., Jahrg. LVII, 1899, p. 155.

2) La reconstitution du noyau et la formation des Chromosomes dans les cinèses somatiques. La Cellule, T. XXI, 1903, p. 7 ff.

anastomosierende Fäden und stark tingierbare Körnchen unterscheiden. Letztere scheinen nicht etwa die Verdickungsstellen oder die Knotenpunkte des Netzwerkes zu sein, sondern sie sind, allem Anschein nach, wirkliche Körner, wie man bei ihrer späteren Ansammlung an bestimmten Stellen des Kernes feststellen kann (Fig. 1, 2, Taf. III, Fig. 52, 74, 89, Taf. IV, Fig. 112, 134, Taf. V).

Außerdem enthält der Kern gewöhnlich mehr als ein Kenrkörperchen, meistens zwei bis vier, und oft von verschiedener Größe. Die Menge und die Verteilung der Chromatinkörner sind mehr oder weniger abweichend bei verschiedenen Pflanzen, wie man aus den beigefügten Figuren ersehen kann. *Iris*, *Galtonia* und *Funkia* scheinen verhältnismäßig wenig Chromatin zu führen. Dann folgen *Allium* und *Tradescantia; Lilium* zeigt augenscheinlich den reichsten Chromatingehalt. Der Kern von *Lilium* enthält ziemlich große Chromatinkörner, die aus mehreren kleineren Körnchen zu bestehen scheinen. Bei anderen Pflanzen dürften auch die großen Chromatinkörner von einer wechselnden Anzahl kleinerer Körnchen gebildet sein.

Während des Ruhestadiums wächst der Kern weiter, und gleichzeitig findet eine Vermehrung des Chromatins statt. Die Chromatinkörner scheinen sich zu vergrößern, teils wahrscheinlich durch Verschmelzung der kleineren und teils durch Anlagerung der neugebildeten. Wenn der Kern beinahe ausgewachsen ist, fangen die Chromatinkörner an, sich an verschiedenen Stellen zu sammeln. Die Zahl der Sammelpunkte scheint in manchen von mir untersuchten Pflanzen ungefähr der normalen Zahl der Chromosomen zu entsprechen. Bei *Lilium* aber übertreffen sie augenscheinlich diese Zahl (Fig. 3, 4, Taf. III, Fig. 53, 75, 76, 90, 91, Taf. IV, Fig. 113, 114, 135, Taf. V). Freilich ist es nicht leicht, die Zahl dieser unregelmäßigen Klümpchen genau zu zählen, und bin ich daher wenig geneigt, mich darüber bestimmt auszusprechen.

Dann fängt das Kerngerüst mit den Kernkörperchen an, sich allmählich nach einer Seite der Kernhöhle hinzuziehen, und schließlich sieht man den ganzen sichtbaren Kerninhalt als stark tingierbare Masse auf einer Seite des scheinbar leeren Kernraumes. Diese Zusammenziehung des Kerngerüstes ist schon seit vielen Jahren in der Prophase der heterotypischen Teilung von Pflanzen sowohl als auch von Tieren beobachtet worden. Strasburger hat bereits in seiner 1882 erschienenen Arbeit dieses Stadium für die Pollenmutter-

zellen von *Fritillaria*, *Lilium* und ebenfalls für die Sporenmutterzellen von *Equisetum* angegeben[1]). Tangl[2]) und Heuser[3]) haben dasselbe bei *Hemerocallis* bezw. *Fritillaria* beobachtet. Seitdem wurde die gleiche Erscheinung von fast allen Forschern, die sich mit der heterotypischen Teilung beschäftigt haben, bemerkt. Dieses von Moore Synapsis genannte Stadium ist von verschiedenen Forschern als ein durch Reagentien verursachtes Kunstprodukt angesehen worden. Aber die meisten Autoren der letzten Jahre sind darin einig, daß man es mit einer für die Prophase der heterotypischen Teilung charakteristischen normalen Erscheinung zu tun habe. Ich kann mich nur der letzten Ansicht anschließen und mit Strasburger[4]) sagen, daß es der wichtigste Zustand in dem Entwicklungsgang dieser Teilung ist.

Wegen der Zusammenziehung des Gerüstes zu einer kompakten Masse ist es besonders schwer, die Struktur der Kernsubstanz im Synapsisstadium zu untersuchen. Zu diesem Zwecke habe ich gewöhnlich dünne und zwar nach Heidenhainscher Hämatoxylin-Methode gefärbte Schnitte verwendet. Zur Färbung soll man die Schnitte in der Eisenalaunlösung etwas länger wie gewöhnlich differenzieren lassen, sonst erscheint die ganze Synapsismasse wie ein gleichmäßig schwarzer Klumpen, in dem man kaum irgend eine Struktur erkennen kann. Wenn man lange genug die Eisenalaunlösung wirken läßt, wird die Grundmasse des Klumpens fast farblos und es treten die verschiedenen schwarzen chromatischen Körnchen klar hervor.

Strasburger[5]) hat zuerst versucht, in die Vorgänge und die Bedeutung des Synapsisstadiums Licht zu bringen. Durch seine eingehende Untersuchung des Synapsisstadiums, die er hauptsächlich an den Pollenmutterzellen von *Thalictrum purpurascens* anstellte, gelangt er zu dem Ergebnis, daß in diesem Stadium die Chromatinkörner der einander entsprechenden Chromosomen der Eltern in Wechselwirkung treten. Die Vorstellung, daß in der Synapsis ge-

---

1) Über den Teilungsvorgang der Zellkerne und das Verhältnis der Kernteilung zur Zellteilung. Archiv f. mikrosk. Anatom., Bd. XXI, 1882, p. 476 ff. und Fig. 8, 52 u. 66.

2) Die Kern- und Zellteilung bei der Bildung des Pollens von *Hemerocalis fulva*. Denkschr. d. K. Akad. d. Wiss. Wien, Bd. XIV, 1882, p. 65 ff.

3) Beobachtungen über Zellkernteilung. Bot. Centralbl., Bd. XVII, 1884, p. 27 ff.

4) Über Reduktionsteilung, 1904, a. a. O., p. 604.

5) a. a. O., 1904, p. 604 ff.

formte und wohl abgegrenzte Chromosomen sich aneinander legen, hält er demgemäß nicht für zutreffend. Der chromatische Inhalt der Chromosomen ist es vielmehr, der in Gestalt kleiner Körner sich um bestimmte Mittelpunkte sammelt. Da die Zahl dieser Mittelpunkte der reduzierten Zahl der Chromosomen, somit der Zahl der Chromosomenpaare, entspricht, so läßt sich annehmen, daß das Chromatin je eines väterlichen und eines mütterlichen Chromosoms einem gemeinsamen Zentrum, das er Gamozentrum nennt, zustrebe.

Wie schon vorher erwähnt, habe ich die Ansammlung der Chromatinkörner an bestimmten Punkten schon vor dem Synapsisstadium gesehen, doch konnte ich die Zahl der Sammelpunkte nicht mit Bestimmtheit feststellen; sie beträgt sicher mehr als die reduzierte Zahl der Chromosomen, und in den meisten von mir untersuchten Pflanzen scheint sie ungefähr doppelt so groß wie diese zu sein. Doch bei *Lilium* übertreffen sie allem Anschein nach diese Zahl, die 24 betragen müßte. Die Chromatinkörperchen sind sehr unregelmäßig in ihrer Gestalt und scheinen nicht immer dieselbe Größe zu haben. Bei wohl differenzierten Präparaten kann man in den Klümpchen stark tingierte Körnchen und eine wenig gefärbte Grundmasse unterscheiden. Daraus könnte man schließen, daß das Klümpchen aus der Ansammlung der kleinen Chromatinkörner entsteht, welche durch Linin zusammen verklebt sind.

Im Synapsisstadium kommen die Chromatinklümpchen dicht zusammen, wobei sich je zwei und zwei miteinander zu paaren scheinen. Die Tendenz zur Paarung zeigt sich schon vor der Synapsis. In *Galtonia candicans* kann man diese Verhältnisse ziemlich klar verfolgen. Die Figuren 3 und 4, Taf. III, zeigen in ziemlicher Bestimmtheit eine gewisse Andeutung der Paarung. Von den Figuren 5—8, welche schon in die Synapsis eingetretene Kerne darstellen, zeigt Fig. 7 die Vorgänge mit besonderer Klarheit. Da scheinen die Chromatinklümpchen, welche etwas kompakter und kleiner als in den vorhergehenden Stadien sich zeigen, mit den Enden paarweise zu kopulieren. Die Zahl der in die Figur eingetragenen Paare ist fünf, und ich darf annehmen, daß es im ganzen acht waren. Die reduzierte Zahl der Chromosomen in *Galtonia* beträgt, wie wir später sehen, tatsächlich acht. Dann scheint jedes Paar zu einem Klumpen vollständig zu verschmelzen. Figuren 9 und 10, Taf. III, zeigen das Stadium gerade nach der

Verschmelzung und in der stark tingierten, kompakten Masse kann man die Klumpen, wenn auch weniger deutlich, erkennen. Das Kernkörperchen, welches vorher in der Synapsismasse sich eingeschlossen zeigte, wird in diesem Stadium aus ihr ausgestoßen. Die einzelnen Klumpen entsprechen Strasburgers Zygosomen.

In anderen Pflanzen konnte ich die oben erwähnten Vorgänge nicht so klar beobachten. Das in Fig. 92, Taf. IV, gezeichnete Synapsisstadium von *Allium* gleicht dem in Fig. 8, Taf. III, gezeichneten Stadium von *Galtonia*. Beide Figuren zeigen vier Paar Chromatinklümpchen. Die reduzierte Zahl der Chromosomen in *Allium Victorialis* ist nämlich acht, wie in den meisten *Allium*-Arten. Auch in *Iris* und *Tradescantia* stimmt die Zahl der Klümpchenpaare ungefähr mit der reduzierten Zahl der Chromosomen überein. Bei *Funkia* und *Lilium* scheint die erwartete Übereinstimmung nicht zu existieren; bei der ersteren ist die Zahl augenscheinlich geringer als die reduzierte Chromosomenzahl und für die letztere möchte man das umgekehrte annehmen. Die Zahl der Chromosomen bezw. der Chromosomenpaare der Pollenmutterzellen von *Funkia Sieboldiana* ist, wie schon Strasburger[1]) gefunden, 24, darunter 6 große und 18 kleine. Strasburger[2]) erwähnt bereits, daß diese Zahl auch in vegetativen Zellen nicht größer sei. Es fragt sich deshalb, ob die oben erwähnte Zahl 24 in den Pollenmutterzellen als die reduzierte Zahl gelten darf. Vielleicht könnte man die Sache zum besseren Verständnis bringen durch die Annahme, daß die reduzierte Zahl auch hier eigentlich 12 wie bei vielen anderen Liliaceen betrug und nur eine Erhöhung durch spätere Trennungen von sechs Chromosomen in kleinere Abschnitte erfuhr. Bei *Lilium* zeigen sich anfangs mehr als 24 Chromatinklümpchen, doch scheint später die Zahl geringer zu werden, vielleicht durch Verschmelzung, und man könnte vermuten, daß in der Synapsis die Zahl auf 24, d. h. auf zwölf Paare gebracht wird. Solchen Vermutungen ist eine sichere mikroskopische Stütze nicht zu geben, da die Zusammenballung der Substanz die genaue Beobachtung erschwert.

Wie der Knäuelfaden aus der Synapsis herausgesponnen wird, und was für eine Rolle die Chromatinklümpchen, welche wir in der Synapsis sich vereinigen sahen, dabei spielen, darüber war

---

1) Über Reduktionsteilung usw., 1900, p. 25.

2) a. a. O., p. 45.

zunächst wenig bekannt. In diesem Stadium der Synapsis ist neuerdings von verschiedenen Autoren die Verschmelzung zweier Fäden beobachtet worden. Von Winiwarter[1]) hat zuerst das Zusammenlegen der zwei parallel laufenden Fäden in der Synapsis der Ovocyten von Kaninchen und Menschen beobachtet, und die Vermutung ausgesprochen, daß die Verschmelzung der Doppelfäden im Synapsisstadium vor sich geht und daß dadurch der nachfolgende dicke Knäuel entstehe. Ähnliche Beobachtungen haben Schoenfeld[2]) in der Spermatogenese von Stieren, A. und K. E. Schreiner[3]) bei der Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von Myxine glutinosa und Spinax niger und Maréchal[4]) bei der Eireifung von Selachiern gemacht. Auf botanischer Seite sind zuerst Grégoire[5]) und Berghs zu ähnlichen Ergebnissen gekommen. In zwei darauf folgenden Arbeiten hat Berghs[6]) die Verschmelzung zweier Fäden im Synapsisstadium von *Allium* und *Convallaria* genauer beschrieben. Fast gleichzeitig erschien die vorläufige Mitteilung von Allen[7]) über die Reduktionsteilung von *Lilium Canadense*, in welcher der Autor die Hauptbefunde von Grégoire und Berghs bestätigt.

In manchen Fällen habe ich die Doppelfäden im Synapsisstadium beobachtet. Bei *Lilium*, *Allium*, *Iris* und *Tradescantia* konnte ich beim Anfang der Knäuelbildung im Synapsisstadium nicht selten einzelne Doppelfäden beobachten. Solche Fäden habe ich in Fig. 56 und 57, Taf. IV, gezeichnet. In einem in Fig. 11, Taf. III, abgebildeten Falle habe ich auch bei *Galtonia* einen Doppelfaden beobachtet. Die Natur und die Entstehung der Doppelfäden ist mir nicht ganz klar und wird vielleicht so

1) Recherches sur l'Ovogenèse et Organogenèse de l'Ovaire des Mammifères. Arch. de Biol., Tom. XVII, 1900, p. 38 ff.

2) La spermatogenèse chez le taureau et chez Mammifères en général. Arch. de Biol., Tom. XVIII, 1901, p. 1 ff.

3) Die Reifungsteilungen bei den Wirbeltieren. Anat. Anz., Bd. XXIV, 1904, p. 561 ff.

4) Über die morphologische Entwicklung der Chromosomen im Keimbläschen des Selachiereies. Anat. Anz., Bd. XXV, 1904, p. 383 ff.

5) La réduction numérique des Chromosomes et les cinèses de maturation. La Cellule, T. XXI, 1904, p. 297 ff.

6) La formation des Chromosomes hétérotypiques dans la sporogénèse végétale, II. La Cellule, T. XXI, 1904, p. 383 ff. —, III. Daselbst T. XXII, 1904, p. 43 ff.

7) Chromosome Reduction in *Lilium canadense*. Bot. Gaz., Vol. XXXVII, 1904, p. 464 ff.

bleiben, bis die Synapsisvorgänge vollständig aufgeklärt sind. Es läßt sich aber kaum bezweifeln, daß der einfache bezw. doppelte Knäuelfaden durch das Zusammenwirken des Linins und Chromatins ausgesponnen wird. Jedenfalls zerfallen die Chromatinklümpchen, welche vorher augenscheinlich paarweise sich vereinigt hatten, wieder in kleinere Körner und ordnen sich mit Hilfe des Linins zu Fäden an. Man könnte annehmen, daß beide Chromatinklümpchen, welche in der Synapsis sich miteinander paaren, von zwei verschiedenen Chromosomen stammen, und daß sie, obgleich sie bei der Paarung vollständig zu verschmelzen scheinen, doch ihre Individualität behielten. Wenn nun aus diesem vereinten Klümpchenpaare mit Hilfe des Linins ein Knäuelfaden gesponnen wird, zeigt er eine doppelte Zusammensetzung. Die Substanz der beiden Klümpchen, welche sich nunmehr in kleinere Körnchen trennen, werden dann eben parallel nebeneinander gestreckt und in Reihen auf den Lininfäden angeordnet. Die Elemente der Doppelfäden können unter Umständen von Anfang an so dicht nebeneinander liegen, daß sich deren Doppelnatur sehr schwer erkennen läßt. Es kommt auch vor, daß die beiden Fäden an einer Stelle dicht nebeneinander liegen und an einer andern Stelle mehr oder weniger voneinander entfernt sind. Nach alledem läßt sich begreifen, warum man die Doppelfäden in einer Pflanze ziemlich deutlich erkennen kann, während sie in anderen Fällen sehr schwer zu finden sind, und warum die doppelte Zusammensetzung der Fäden oft nur stellenweise in die Erscheinung tritt.

Die Zahl der Kernkörperchen im Synapsisstadium scheint gewöhnlich 1—2 zu sein. Wie ich vorher erwähnt habe, findet man gewöhnlich mehr als 2, oft 4—5 Kernkörperchen in dem prosynaptischen Stadium und deshalb wird die geringere Zahl der Kernkörperchen im Synapsisstadium wahrscheinlich durch Verschmelzung veranlaßt. Ich habe manchmal zwei Kernkörperchen, welche vermutlich im Begriffe der Verschmelzung waren, im Stadium der Synapsis beobachtet (Fig. 58, Taf. IV). Die von Zimmermann[1]) als Sichelstadium bezeichnete Abplattung der Nukleolarsubstanz an der Kernwand habe ich manchmal in der Synapsis von *Lilium* und *Tradescantia* gesehen (Fig. 77, Taf. IV, Fig. 136, Taf. V). Bei anderen Pflanzen konnte ich nur in seltenen Fällen solche abgeplattete Kernkörperchen erblicken. Da erschienen

1) Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pflanzenzelle, Bd. II, 1893, p. 8 ff.

sie etwa elliptisch oder höchstens linsenförmig, doch niemals abgeplattet bis zur Sichelform (Fig. 12, Taf. III). Im übrigen traten mir in der Synapsis die Kernkörperchen meist kugelig oder beinahe kugelig entgegen. Zimmermann[1]) schreibt: „Besonders hervorzuheben ist nun aber, daß das Sichelstadium des Nukleolus mit den tiefgreifenden Umlagerungen des Kerngerüstes Hand in Hand geht, welche zu der Reduktion der Chromosomen führen und bereits p. 57 unter der Bezeichnung Synapsis besprochen wurden. Dies Zusammentreffen macht es jedenfalls sehr wahrscheinlich, daß die im Sichelstadium eintretenden Metamorphosen des Nukleolus eine gewisse Bedeutung besitzen.“ Unter den Embryosackmutterzellen von 21 untersuchten Arten aus drei verschiedenen Familien konnte Lidforß[2]) das Sichelstadium des Nukleolus bei 17 nachweisen, und bemerkte, „daß die als Sichelstadium bezeichnete Erscheinung eine in den primären Embryosackkernen sehr verbreitete wahrscheinlich normale Erscheinung ist“. Dagegen sahen Strasburger[3]) und Humphrey[4]) die Erscheinung als ein durch Fixierung verursachtes Kunstprodukt an. So äußerte sich Strasburger[5]): „Zur Zeit der Prophasen kommt es in den Sporen- und Pollenmutterzellen auch nicht eben selten vor, daß unter dem Einfluß des Fixierungsmittels der Nukleolus gegen die Wandung getrieben wird, sich an derselben abflacht und dann mehr oder weniger sichelförmig erscheint. Dasselbe geschah auch in den von Zimmermann beobachteten Embryosackmutterzellen.“ Die Frage steht noch offen und für die Entscheidung bedarf es noch weiterer Untersuchungen.

Die in der Synapsis zusammengedrängte Fadenmasse breitet sich allmählich im Kernraum aus, bis dieser ganz von ihr ausgefüllt ist. Der Kernfaden geht somit allmählich aus dem Synapsisstadium in das Knäuelstadium über. Wie schon von verschiedenen Autoren bemerkt wurde, zeigt der Knäuelfaden manchmal eine perlschnurartige Struktur (Fig. 14, Taf. III, Fig. 79, Taf. IV, Fig. 118, Taf. V). Es scheint, als ob die stark tingierbaren Körner in

1) Die Morphologie und Physiologie des pflanzlichen Zellkerns, 1896, p. 69, 70.

2) Zur Physiologie des pflanzlichen Zellkernes. Acta Reg. Soc. Physiogr. Lund, T. VIII, 1897, Sond.-Abdr. p. 14. .

3) Karyokinetische Probleme. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXVIII, 1895, p. 151.

4) Nucleolen und Centrosomen. Ber. d. Deutsch. bot. Gesellsch., Bd. XII, 1894, p. 108, und On some constituents of the cell. Ann. of Bot., Vol. IV, 1895, p.

5) a. a. O., 1895, p. 159.

die wenig färbbare Grundsubstanz in Reihen eingebettet seien, wie Mottier[1]) behauptet. Mottier ist der Meinung, „daß der Knäuel nicht aus aufeinander folgenden Chromatin- und Lininscheiben besteht, sondern einen ununterbrochenen Lininfaden darstellt, in welchem die Chromatinscheiben oder -körner eingelagert sind". Diese Struktur des Fadens läßt sich schon in einem noch nicht ganz aus der Synapsis herausgetretenen Knäuel beobachten (Fig. 58, 78, Taf. IV). Manchmal aber sieht es aus, als wenn der Knäuel von einem fast homogenen Faden, ohne die erwähnte Struktur, gebildet wäre (Fig. 59, 95, Taf. IV, Fig. 138, Taf. V).

Ob der Knäuelfaden einen einzigen kontinuierlichen Faden darstellt oder ob er aus verschiedenen Fadenstücken besteht, ist nicht leicht zu entscheiden, da es schwer hält, die freien Enden der Fäden von denjenigen zu unterscheiden, welche durch das Messer erhalten wurden. Grégoire[2]) hat zuerst mit Wygaerts die Existenz eines kontinuierlichen Fadens in der Prophase der vegetativen Teilung in Abrede gestellt und möchte neuerdings seine Resultate auch auf die heterotypische Teilung ausdehnen[3]). Doch sprechen die Angaben der meisten Autoren gegen die letzte Grégoiresche Ansicht, indem sie den Knäuel als kontinuierlichen Faden annehmen. Ich habe diesem Punkte besondere Aufmerksamkeit zugewandt und kann sagen, daß auch ich bereit bin, mich dieser Ansicht anzuschließen.

Dann folgt die Längsspaltung des Knäuelfadens. Bei *Lilium* und *Allium* zeigt sich die Spaltung besonders deutlich (Fig. 79, 96, Taf. IV). Wie aus diesem gespaltenen Knäuelfaden die Chromosomen gebildet werden, ist eine schwerwiegende Frage, in deren Beantwortung unter den verschiedenen Forschern noch Meinungsverschiedenheiten bestehen. Bis vor kurzem war die herrschende Ansicht der Botaniker die, daß der längsgespaltene Faden noch quer segmentiert würde und daß dadurch die Chromosomen oder die Chromosomenpaare in reduzierter Zahl entständen. So äußert sich für diese Ansicht Strasburger[4]), Guignard[5]), Grégoire[6]),

1) Beiträge zur Kenntnis der Kernteilung in den Pollenmutterzellen einiger Dikotylen und Monokotylen. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXX, 1897, p. 18.

2) Gregoire et Wygaerts, a. a. O., La Cellule, 1903.

3) a. a. O., La Cellule, 1904, p. 301.

4) Über Reduktionsteilung usw., 1900.

5) a. a. O., 1899.

6) a. a. O., 1899.

Mottier[1]), Sargent[2]), Schniewind-Thies[3]), Ernst[4]) u. a. Selbst diejenigen, welche in der Reduktionsfrage von obengenannten Autoren abweichender Ansicht sind wie Belajeff[5]), Ishikawa[6]), Atkinson[7]) u. a. haben sich in diesem Punkte der obenerwähnten Ansicht angeschlossen. Anderseits wollten Schaffner[8]) und Dixon[9]) u. a. die Entstehung der Chromosomenpaare durch eine Umbiegung der Fäden erklären. Neuerdings haben sich auch Farmer und Moore[10]) der letzten Ansicht angeschlossen und versuchten es so, Licht in die Reduktionsfrage zu bringen. Sie haben gleich in Gregory[11]) und Williams[12]) ihre Anhänger gefunden. Strasburger[13]) schien es zunächst auch, als wenn die Verhältnisse in den Pollenmutterzellen von *Galtonia candicans* für diese Auffassung sprächen. Neuerdings haben Grégoire[14]) und Berghs[15]) sich von neuem mit dieser Frage beschäftigt und sind für die frühere von ersterem angegebene Längsspaltung eingetreten, haben sie jedoch nicht mehr als wirkliche Spaltung, sondern als Trennung der vorher im Synapsisstadium miteinander verschmolzenen Doppelfäden erklärt. Allen[16]) hat die ähnliche Beobachtung in den Pollenmutterzellen

---

1) The Behavior of the Chromosomes in the Spore Mother-Cells of Higher Plants usw. Bot. Gaz., Vol. XXXV, 1903, p. 250 ff.

2) The Formation of the Sexual Nuclei in *Lilium martagon*. I. Oogenesis. Ann. of Bot., Vol. X, 1896, p. 445 ff.; —, II. Spermatogenesis. Ann. of Bot., Vol. XI, 1897, p. 187 ff.

3) Die Reduktion der Chromosomenzahl und die ihr folgenden Kernteilungen in den Embryosackmutterzellen der Angiospermen. Jena 1901.

4) Chromosomenreduktion, Entwicklung des Embryosackes und Befruchtung usw. Flora, Bd. XCI, 1900, p. 1 ff.

5) Über die Reduktionsteilung des Pflanzenkerns. Ber. d. Deutsch. botan. Ges., Bd. XVI, 1898, p. 27 ff.

6) Studies of Reproductive Elements. III. Die Entwicklung der Pollenkörner von *Allium fistulosum*. Journ. of the Coll. of Science. Imp. Univ. Tokyo, Vol. X, 1897, p. 193 ff.

7) Studies on Reduction in Plants. Bot. Gaz. Vol. XXVIII, 1899, p. 1 ff.

8) The Division of the macrospore nucleus. Bot. Gaz., Vol. XXIII, 1897, p. 430 ff.

9) On the first Mitosis of the Spore mother-cells of *Lilium*. Note from the Bot. School of Trin. College Dublin, 1900, p. 1.

10) a. a. O., 1903.

11) a. a. O., 1904.

12) a. a. O., 1904.

13) a. a. O., 1904.

14) a. a. O., 1904.

15) a. a. O., 1904.

16) a. a. O., 1904.

von *Lilium* gemacht, ohne sich bestimmt darüber auszusprechen, ob die aus der Längsspaltung hervorgehenden zwei Fäden mit den vorher in der Synapsis zusammengekommenen identisch seien. Rosenberg[1]) schließt sich in seiner vor kurzem erschienenen Arbeit der Ansicht von Grégoire an.

Zuerst habe ich in meinen Ansichten ziemlich lange geschwankt, kam aber schließlich doch zu dem Ergebnis, daß trotz solcher Präparate, welche zugunsten der Farmer-Mooreschen Ansicht zu sprechen schienen, eine Erklärung der Bilder durch Annahme einer Längsspaltung ungezwungener zu geben sei.

Besonders die bei *Galtonia* sich zeigenden Verhältnisse erschienen mir zunächst die Annahme einer Faltung zu begünstigen, bis sich nach anhaltender und sorgfältigster Untersuchung auch bei diesem Objekt Präparate fanden, welche meinem Schwanken ein Ende machten und mich zugunsten der Längsspaltung stimmten. Bilder wie Fig. 17 und besonders 18 lassen in der Tat eine andere Erklärung als die zugunsten einer Längsspaltung nicht zu. Anfangs schien es, als wenn aus dem Stadium wie Fig. 16 durch vollständige Verschmelzung der gespaltenen Fäden und darauf folgende Verdickung direkt solche Stadien wie Fig. 23—25, welche schon Querteilung zeigen, entstehen könnten. Dann fand ich aber nach langem Suchen die dazwischen liegenden Stadien, die sich mit dem Längsspaltungsschema von *Lilium* sehr gut in Einklang bringen ließen.

So stellte sich schließlich heraus, daß der Unterschied zwischen *Lilium* und *Galtonia* nicht so groß ist, wie ich zuerst gedacht hatte, der Unterschied besteht nur darin, daß in letzterer die Chromosomen nach ihrer Kontraktion oft mit einem anderen Chromosom oder mit mehreren solchen an ihren Enden verkleben und so eine Reihe entsteht, die man mit einer Kette vergleichen kann (Fig. 23 bis 28, Taf. III). Ist die Kette fertig, so sehen ihre Verkettungsstellen wie Querteilungsstellen aus, und wenn man nur solche Bilder wie Fig. 23—28 vor Augen hat, ohne solche wie Fig. 17 bis 21 zu kennen, so ist es nicht möglich, einen anderen Schluß als auf direkte Querteilung zu ziehen. Wie sollte man denken, daß solche Kette wie Fig. 28 durch Wiederverschmelzung der durch Längsspaltung entstandenen Chromosomenpaare entstanden sei! Nur die eingehenden Untersuchungen der verschiedenen Zwischenstadien haben mich hier schließlich auf den richtigen Weg geführt.

---

1) Zur Kenntnis der Reduktionsteilung in Pflanzen. Botaniska Notiser, 1905, p. 1 ff.

Bei *Tradescantia* war die Untersuchung noch schwieriger, weil die Verklebung der Chromosomen länger dauert und zwar bis zur Bildung der Kernplatte. Aber es läßt sich schwerlich bezweifeln, daß sich diese Pflanze im ganzen wie *Galtonia* verhält (Fig. 139 bis 142, Taf. V). Daß bei *Iris* dieselben Verhältnisse herrschen, kann man leicht aus meinen Bildern ersehen (Fig. 60—64, Taf. IV).

Bei *Lilium*, *Allium* und *Funkia* ließ sich ohne weiteres die Chromosomenbildung durch Längsspaltung erklären. Damit kann ich jetzt alle von mir untersuchten Pflanzen in einem Schema unterbringen.

Nach Farmer und Moore[1]) ordnet sich kurz vor der Segmentierung des Knäuels der Faden, welcher vorher unregelmäßig im Kernraum gelegen hat, zu einer gewissen Anzahl von Schlingen an, die in einem Punkte zusammen kommen. Die Autoren wollen von jeder Schlinge ein Chromosomenpaar ableiten. Allen[2]) hat ebenfalls ähnliche Schlingen gesehen, deren Zahl er wie Farmer und Moore der reduzierten Chromosomenzahl entsprechen lassen wollte. Anderseits behauptet er, daß die Schlingen nur in ihrer äußeren Biegungsstelle durchbrächen, und daß dadurch 12 Segmente entständen. Die von Miß Sargant als zweite Synapsis beschriebene Erscheinung entspricht wahrscheinlich auch diesem Stadium. Ich habe auch, wenigstens bei *Lilium* und *Allium*, manchmal eine ähnliche Erscheinung beobachtet (Fig. 97. Taf. IV). Ob es ein im allgemeinen vor der Chromosomenbildung der heterotypischen Teilung auftretendes Stadium ist oder nicht, muß man weiteren Untersuchungen überlassen.

Nun segmentiert sich der längsgespaltene Knäuelfaden in verschiedene Stücke, deren Zahl der sogenannten reduzierten Zahl der Chromosomen entspricht. Jedes Stück besteht aus zwei nebeneinander liegenden Fäden, welche sich oft umeinander drehen (Fig. 18, 19, Taf. III, Fig. 61, 62, 81, 98, Taf. IV, Fig. 120—126, Taf. V). Jedes Segment stellt zwei nebeneinander liegende Chromosomen dar, und würde es zweckmäßig sein, dasselbe als Doppelchromosom zu bezeichnen. Man kann das Doppelchromosom nicht als ein der Länge nach gespaltenes, einfaches Chromosom betrachten; es ist von Anfang an doppelt und nur im Knäuelstadium

1) a. a. O., 1903.

2) a. a. O., 1904.

eine Zeitlang zu einem einfachen Faden verschmolzen. Die Längsspaltung des Knäuels ist, wie Grégoire[1]) und Berghs[2]) annehmen, die Trennung der zuvor verschmolzenen Doppelfäden.

Das Stadium des segmentierten Knäuels oder die Diakinese[3]) dauert ziemlich lange, und während desselben erfahren die Chromosomen manche Veränderung in ihrer Gestalt und Lage. Sie werden kürzer und dicker, und zeigen die Neigung zu wandständiger Lagerung. Den letzteren Vorgang kann man besser in den Pflanzen mit kürzeren Chromosomen verfolgen. Die beiden Hälften der Doppelchromosomen verschmelzen manchmal an einem Ende, dadurch entstehen die schlingenförmigen Figuren, welche von einigen Forschern, besonders neuerdings von Farmer und Moore[4]) als Beweise für ihre Faltungstheorie verwendet wurden. Beide Hälften des Doppelfadens weichen oft so auseinander, daß sie nur noch an einem Ende oder, doch seltener, an beiden Enden zusammenhängen; dadurch entstehen verschiedenartige Figuren, wie Ringe, Ellipsen, Hufeisen, V, U, usw., nicht selten auch 8, X, Y.

Bei *Lilium* liegen die beiden Glieder der Doppelchromosomen meistens dicht nebeneinander, und es erfolgt gewöhnlich keine Ring- oder Ellipsenbildung während der Diakinese. Ich gebe hier nur zwei Figuren von diesem Stadium und verweise für vollständigere Serien auf die Bilder von Strasburger[5]) und Grégoire[6]) (Fig. 81, 82, Taf. IV). In dieser Beziehung verhält sich *Allium* ganz ähnlich wie *Lilium*. Nur ist bei jenem die Zahl der Doppelchromosomen geringer als bei diesem (Fig. 98, 99, Taf. IV). Bei *Iris* rücken die beiden Hälften der Doppelchromosomen ziemlich weit auseinander, aber sie bleiben gewöhnlich an einem Ende in Verbindung, wodurch U- oder V-förmige Bilder entstehen. Oft kommen die beiden Enden zusammen, und dann erhält man Ringe oder Ellipsen (Fig. 63, 64, Taf. IV). Die langen Chromosomen von *Funkia* verhalten sich ähnlich wie die von *Lilium*, während die kleinen Chromosomen gewisse Übereinstimmungen mit denjenigen von *Iris* zeigen (Fig. 121—126, Taf. V). Bei *Galtonia* wird die

1) a. a. O., 1904.
2) a. a. O., 1904.
3) Häcker, Biol. Centralbl.
4) a. a. O., 1903.
5) a. a. O., 1900, Fig. 1—15.
6) a. a. O., 1899, Fig. 5—11.

Sache kompliziert durch die schon erwähnte Verkettung. Kurz nach der Segmentierung findet man die Doppelchromosomen verhältnismäßig dünn und lang, wie bei anderen Pflanzen, die Hälften jedes Doppelchromosoms dicht nebeneinander liegend (Fig. 18, 19, Taf. III). Bald tritt Verdickung und Verkürzung ein, und es rücken die einzelnen Fäden der Doppelchromosomen mehr oder weniger auseinander (Fig. 19—20, Taf. III). Dann scheinen sich die beiden Chromosomen des Paares, welche meistens schon an einem Ende miteinander verklebt sind, an ihren freien Enden mit anderen Chromosomenpaaren zu verbinden. Dadurch entstehen die schon besprochenen kettenartigen Bilder. Nicht alle Chromosomen brauchen sich zu einer Kette zu verkleben, sondern man sieht oft einige Chromosomenpaare ganz getrennt im Kernraum liegen (Fig. 20, 21, Taf. III). Es können endlich sich auch Fälle einstellen, in welchen die Kettenbildung gänzlich unterbleibt. Es zerfällt dann die Kette allem Anschein nach durch die weitere Verkürzung der Chromosomen wieder in einzelne Chromosomenpaare. Die Doppelchromosomen, welche jetzt voneinander getrennt sind und nahe der Kernwand liegen, sind meistens hufeisen- oder U-förmig. Geschlossene Ellipsen oder Ringe sind auch nicht selten zu sehen (Fig. 29—32, Taf. III). Bei *Tradescantia* kompliziert sich der Vorgang durch längeres Andauern des Verkettungsstadiums. Die verdickten Chromosomenpaare rücken zusammen und bilden eine sehr unregelmäßige Kette. Sie zeigen sich dann oft zu einer Masse verklebt, und ist es sehr schwer, die Einzelheiten zu erkennen (Fig. 140—143, Taf. V). Jedoch findet man manchmal einzeln liegende Chromosomenpaare in Gestalt von Ellipsen oder Ringen, wie sie Strasburger[1]) schon gezeichnet hat. Solche Zellen bekam ich aber nur selten zu sehen. Die Verkettung der Chromosomen dauert unter solchen Umständen bis zur Spindelbildung, und man sieht oft in der Metaphase immer noch einige Doppelchromosomen zu einer Kette verbunden (Fig. 143—148).

Die Bildung der Kernspindel, welche direkt an die Diakinese anschließt, ist in letzter Zeit schon von verschiedenen Forschern eingehend untersucht worden, und diese stimmen in den Hauptpunkten miteinander überein. Die Ansammlung der Fasern um den Kern zur „Filzschicht", die allmähliche Auflösung der Kernmembran, die darauffolgende Ausgestaltung der multipolaren

1) Über Reduktionsteilung usw., 1900, Fig.

Spindel und deren Umwandlung in die bipolare sind nunmehr für die heterotypische Teilung der höheren Pflanzen als allgemein verbreitete Erscheinungen anerkannt[1]). Kleine Unterschiede in der Spindelbildung der verschiedenen von mir untersuchten Pflanzen traten mir entgegen. Ich kann mich aber im ganzen genommen den herrschenden Ansichten hier anschließen, und halte es deshalb für überflüssig, auf meine diesbezüglichen Befunde weiter einzugehen. Die Fig. 33—37, Taf. III zeigen die Vorgänge der Spindelbildung bei *Galtonia*. Die Fig. 65, Taf. IV (*Iris*), Fig. 127 (*Funkia*) und Fig. 143, 144, Taf. V (*Tradescantia*) zeigen ebenfalls das eine oder andere Stadium bei der Ausbildung der Spindel.

In der Diakinese enthält der Kern gewöhnlich 1—2 Kernkörperchen. Bei *Galtonia* und *Tradescantia* habe ich fast immer nur ein Kernkörperchen gesehen, bei anderen Pflanzen hingegen traten mir oft Kerne mit zwei und manchmal sogar mit mehr als zwei Kernkörperchen entgegen. Ich habe oft beobachtet, daß die Kernkörperchen mit einem oder mit mehreren Chromosomenpaaren in näherer Verbindung standen. Manchmal schienen die Chromosomen an ihren Enden mit den Kernkörperchen ganz verklebt zu sein. Gegen Ende der Diakinese fiel mir manchmal eine mehr oder weniger starke Abnahme der Färbungsfähigkeit bei den Kernkörperchen auf. Jedoch bleiben sie unversehrt, bis die Spindelbildung anfängt, dann zerfallen sie oft in verschiedene kleine Stücke, die im Verlauf der Spindelbildung allmählich verschwinden. So sieht man gewöhnlich kein Kernkörperchen mehr im multipolaren Spindelstadium. Doch können manchmal Überreste der nukleolaren Substanz, welche als extranukleolare Nukleolen bekannt sind, in dem umgebenden Cytoplasma zerstreut liegen[2]). Diese Erscheinung habe ich wenigstens bei *Lilium* oft beobachtet.

Was für eine Rolle das Kernkörperchen bei dem Kernteilungsvorgang spielt, ist eine noch nicht ganz aufgeklärte Frage. Strasburger[3]) sprach die Meinung aus, daß das Kernkörperchen hauptsächlich das Material zur Bildung der Spindelfasern liefert.

1) Vgl. Belajeff, Flora, Ergänzungsbd. 1894, p. 430. Mottier, Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXX, 1897, p. 179. Osterhout, ebenda, p. 162. Strasburger, Über Reduktionsteilung usw., 1900, p. 128. Allen, Annals of Bot. Vol. XVII, 1903, p. 296.

2) Vgl. Zimmermann, Die Morphologie und Physiologie des pflanzlichen Zellkerns. Jena 1896, p. 65 ff., und Strasburger, Über Reduktionsteilung usw., 1900, p. 129, 130.

3) a. a. O., 1900, p. 124.

Němec [1]) hat ebenfalls diese Ansicht geäußert, und auch Grégoire [2]) ist geneigt, sich der Ansicht Strasburgers anzuschließen. Anderseits behaupteten Gardner [3]) und Wager [4]), daß die nukleolare Substanz vornehmlich bei der Chromosomenbildung verbraucht wird. Neuerdings hat Mano [5]) sich auch der letzteren Ansicht angeschlossen. Unter den von mir beobachteten Tatsachen scheint die nähere Anlagerung der Kernkörperchen an die Chromosomen für die letztere Ansicht zu sprechen. Aber die Kernkörperchen behalten ihre Größe und Gestalt durch die ganze Diakinese hindurch, und sie verschwinden erst allmählich mit dem Eintritt der Spindelbildung. Die letzterwähnte Tatsache spricht vorwiegend für die Strasburgersche Ansicht, und auf Grund meiner Untersuchungen bin ich auch geneigt, in dieser Frage mich auf Seite Strasburgers zu stellen. So kann ich jetzt sagen, daß es scheint, daß wenigstens bei der heterotypischen Teilung ein großer Teil der nukleolaren Substanz für die Spindelbildung verbraucht wird, wenn es auch nicht unwahrscheinlich ist, daß ein Teil derselben Substanz zur Ernährung der Chromosomen dient. Daß bei niederen Pflanzen, besonders bei verschiedenen Algen, das Kernkörperchen hauptsächlich die Substanz für die Chromosomenbildung liefert, ist schon von verschiedenen Forschern [6]) berichtet worden und somit sehr wahrscheinlich.

In der Diakinese findet man oft noch lininartige Substanz, die sich nur wenig färbt, außerhalb der Chromosomen und Kernkörperchen. Sie zeigt mehr oder weniger faserige Struktur, und oft verbindet sie die Chromosomen miteinander, oder die letzteren mit der Kernwand (Fig. 23—32, Taf. III, Fig. 60, 61, 63, 82, Taf. IV,

---

1) Zur Physiologie der Kern- und Zellteilung. Bot. Centralbl., Bd. LXXVIII, 1899, p. 251, und Sitzber. d. böhm. Ges. d. Wiss., 1899 Nr. XII, p. 7.

2) Les cinèses polliniques usw. La Cellule, T. XVI, 1899, p. 297 ff.

3) Studies on Growth and Cell Division in the Root of *Vicia Faba*. Publ. of the Univ. of Pennsylv., Contrib. from the Bot. Lab., Vol. II, 1901, p. 150 ff.

4) The Nucleolus and Nuclear Division in the Root apex of *Phaseolus*. Ann. of Bot., Vol. XVIII, 1904, p. 29 ff.

5) Nucléoles et Chromosomes dans le Méristème radiculaire de *Solanum tuberosum* et *Phaseolus vulgaris*. La Cellule, T. XXII, 1904, p. 57 ff.

6) U. a. Moll, Verh. d. k. Akad. v. Wetensch. Amsterdam, 2. Sect., Deel I, No. 9, 1893; Mitzkewitsch, Flora, Bd. LXXXV, 1898, p. 81; Golenkin, Bull. de la Soc. des Sc. Nat. de Moscou, 1900, p. 17; Davis, Ber. d. Deutsch. botan. Ges., Bd. XVI, 1898, p. 266; vgl. auch die Arbeiten von Feinberg in Ber. d. Deutsch. bot. Ges. 1901 u. 1902.

Fig. 122—124, Taf. V). Im Knäuelstadium kann man auch manchmal Lininfäden zwischen dickeren Knäuelfäden beobachten. Solches Linin wurde schon von verschiedenen Forschern beobachtet. Guignard[1]) zB. hat es in den Pollenmutterzellen von *Najas major* bemerkt und auch in seinen Bildern dargestellt. Dasselbe zeigen die Figuren von Mottier[2]) und Grégoire[3]).

Nachdem die Spindel vollständig gebildet ist, ordnen sich die Doppelchromosomen, welche an die Spindelfasern angeheftet sind, zur Kernplatte an. In diesem Aster oder Metaphase genannten Stadium kann man leicht die Zahl der Chromosomen zählen, wenn die Spindel von der Polseite beobachtet wird. Ihre Zahl ist bei *Lilium*-Arten 12, wie von verschiedenen Forschern wiederholt angegeben worden ist, und kann ich die Angabe der Autoren nur bestätigen. Dieselbe Zahl findet sich auch bei *Tradescantia* und *Iris*, und kann ich mich auch bei diesen Pflanzen den Angaben der früheren Autoren anschließen. Bei *Allium*-Arten ist bekanntlich die herrschende Zahl 8, ich fand bei *Allium Victorialis* und *A. Cepa* dieselbe Zahl. Dagegen habe ich bei *Allium Moly* immen nur 7 Doppelchromosomen anstatt 8 zu sehen bekommen, und darf behaupten, daß bei dieser Art von *Allium*, oder wenigstens bei den von mir untersuchten Individuen, die normale Zahl der reduzierten Chromosomen 7 ist. Die Zahl der bis jetzt im Pflanzenreich bekannten Chromosomen ist fast immer eine gerade Zahl. Eine Ausnahme wurde neuerdings von Cannon[4]) berichtet; es gibt nach ihm in der Pollenmutterzelle von *Pisum sativum* 7 „Chromosomen“. Anderseits hat nach der Mitteilung von Strasburger[5]) Zörnig bei anderen Leguminosen und auch den Erbsen nur 6 Elemente gezählt und so die Angabe von Cannon in Zweifel gestellt. Jedenfalls bedürfen die Befunde von Cannon noch weiterer Bestätigung. Bei *Canna indica* ist die Zahl 8, wie Koernicke[6]) und Strasburger[7]) gezählt

1) a. a. O., 1899, p. 462, Fig. 15—17 u. 19.

2) a. a. O., 1897, Fig. 3—5.

3) a. a. O., 1899, Fig. 6, 11.

4) The spermatogenesis of Hybrid Peas. Bull. of the Torrey Bot. Club, Vol. XXX, 1903, p. 519 ff.

5) Die Apogamie der Eualchimillen. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XLI, 1904, p. 149, 150.

6) Der heutige Stand der pflanzlichen Zellforschung. Ber. d. Deutsch. bot. Ges., Bd. XXI, 1903, p. (120).

7) Über Reduktionsteilung, 1904, p. 593, und Apogamie der Eualchimillen, Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XLI, 1904, p. 150.

haben, und nicht 3, wie **Wiegand**[1]) zuerst behauptet hat. Einen Fall von ungerader Chromosomenzahl gibt auch **Rosenberg**[2]) für eine Composite, *Tanacetum vulgare*, an, welche nach ihm 9 „Chromosomen" besitzen soll.

Die reduzierte Chromosomenzahl bei *Galtonia* wurde zuerst von **Schniewind-Thies** als 8 angegeben. **Strasburger** dagegen gab in seiner letzten Arbeit die Zahl 6 an. Zuerst habe ich auch gedacht, daß die Zahl 6 wäre, doch nach weiteren Untersuchungen konnte ich feststellen, daß in betreff der Zahl die erste Angabe richtig war. Ich beobachtete, daß die 8 Doppelchromosomen nicht von gleicher Größe sind, es vielmehr 6 große und 2 kleine gibt (Fig, 40, Taf. III). Fig. 33, Taf. III, welche das Ende der Diakinese zeigt, läßt die sämtlichen Chromosomen in einem Schnitte erkennen und die 6 großen und 2 kleinen Doppelchromosomen deutlich unterscheiden. Kleine Chromosomenpaare findet man auch in Fig. 21, 22*e*, 24.

In Fig. 38 weist die Kernplatte 5 Chromosomenpaare auf, von denen die 2 mittleren kleiner als die andern sind. Die Fig. 48, 49, Taf. III, zeigen ebenfalls im zweiten Teilungsschritt die Größenunterschiede der Chromosomen, und ebenso führt uns die in Fig. 50 gezeichnete Polansicht der Anaphase 2 kleine und 6 große Chromosomen vor.

Die Größenunterschiede der Chromosomen bei *Funkia Sieboldiana* sind noch auffallender. Sie wurden schon vor langer Zeit von **Strasburger**[3]) bemerkt, der von den Chromosomen der primären Kernspindel der Pollenmutterzelle derselben Pflanze sagt: „Die Elemente selbst waren entsprechend kleiner. Dabei pflegten sich einige durch etwas bedeutendere Größe und abweichende Gestalt auszuzeichnen." Von der Zahl der Doppelchromosomen machte er die Bemerkung, daß „die Zahl der Elemente viel bedeutender, meist etwas größer als 24" ist. In einer seiner letzten Publikationen[4]) gibt er die Zahl als 24 an, ohne die Zahlenverhältnisse der großen und kleinen Chromosomen hervorzuheben. Er hat aber in seiner Figur, welche die Polansicht der Kernplatte darstellt, 6 große Doppelchromosomen gezeichnet[5]). Ich habe mir

1) The development of the embryo-sac in some monocotyledonous plants. Bot. Gaz. Vol. XXX. 1900 Nr. 1.

2) a. a. O., 1905, p. 13.

3) Über den Teilungsvorgang der Zellkerne usw., 1882, p. 494 und Fig. 55, 56.

4) Über Reduktionsteilung usw., 1900, p. 45.

5) a. a. O., Fig. 73.

besondere Mühe gegeben, die Zahl festzustellen, und gelangte zu dem Schluß, daß die Zahl der großen Chromosomenpaare, wie Strasburger richtig angegeben hat, 6 ist. Die Zählung der kleinen Chromosomen war keine leichte Aufgabe, und erst nach sorgfältigen Beobachtungen kann ich jetzt sagen, daß die Zahl sehr wahrscheinlich 18 beträgt. Zu diesem Resultate bin ich nicht nur durch die Beobachtungen der Kernplatte gekommen, wie meine Fig. 132, Taf. V, sie zeigt, sondern auch durch die Untersuchungen von Diakinesestadien. Die Fig. 124*a*, 124*b* führen die zwei aufeinanderfolgenden Schnitte eines Kernes in Diakinese vor. Fast alle kleinen Chromosomen findet man in Fig. 124*b*, während die meisten großen Chromosomen in Fig. 124*a* zusammenliegen, und man sehr wohl erkennen kann, daß die Zahl der ersten ungefähr 18 ist.

Ähnliche Größenunterschiede der Chromosomen habe ich auch bei den Pollenmutterzellen von *Yucca filamentosa* beobachtet. M. Koernicke[1]) hat zuerst auf diese Verhältnisse hingewiesen, und durch die Untersuchung sowohl der von ihm mir zur Verfügung gestellten als auch der von mir selbst gemachten Präparate konnte ich seine Angabe bestätigen. Der Größenunterschied der *Yucca*-Chromosomen ist ebenso auffallend wie bei *Funkia*, und die großen Chromosomen übertreffen die kleineren in ihrer Länge um das mehrfache. Guignard gibt in seiner Arbeit über *Najas major*[2]) auch die Chromosomen der Pollenmutterzellen als von sehr verschiedener Länge an. Die Größenunterschiede derselben stehen aber, wenn man nach seinen Abbildungen urteilt, doch noch wesentlich hinter den für *Funkia* und *Yucca* geschilderten zurück. In dem Gewebe junger Antheren von *Najas major* konnte Guignard ebenfalls Längenunterschiede der Chromosomen im Verhältnis von eins zu zwei beobachten[3]).

Strasburger[4]) hat auch bei den Pollenmutterzellen von *Lilium* auf die ungleiche Länge der Chromosomen aufmerksam gemacht, und zwar mit folgenden Worten: „Daß überhaupt nicht alle Chromosomen gleich lang zu sein brauchen, fällt in den Pollenmutterzellen von *Lilium* nicht selten auf, wenn auch bedeutendere Größenunterschiede hier zu den Ausnahmen gehören." Ein weiteres Beispiel wurde

---

1) Studien an Embryosackmutterzellen. Sitzungsber. d. Niederrhein. Gesellsch. etc. 1901, p. 78.

2) a. a. O., 1899, p. 461, 465 und Fig. 16—19, 29 u. 30.

3) a. a. O., p. 457.

4) a. a. O., 1900, p. 20.

neuerdings von Rosenberg[1]) angegeben. Er zählte nämlich in den Embryosackmutterzellen von *Listera ovata* 16 Chromosomen. Von diesen sind 5 entschieden größer, als die übrigen 11; und von den 5 größeren sind 3 sehr lang, während 2 deutlich kürzer sind. Die 11 kleinen Chromosomen sind auch wieder nicht gleich groß, sondern ein Teil derselben ist größer als die übrigen, wenn auch die Verschiedenheit nicht ausgesprochen genug ist, um eine sichere Zählung zu gestatten.

Größenunterschiede der Chromosomen sind auch bei verschiedenen tierischen Zellen beobachtet worden. Die Untersuchungen der letzten Jahre, wie diejenigen von Montgomery, Sutton u. a.[2]), haben manche interessante Tatsachen zutage gefördert.

Die zur Kernplatte angeordneten Doppelchromosomen zeigen die verschiedensten Formen je nach ihrer Länge und nach der Stelle, an der sie von den Spindelfasern erfaßt wurden. Dabei trifft man oft die offenen oder geschlossenen Ringe oder Ellipsen noch an; manchmal aber sieht man nur die zwei nebeneinander liegenden, mehr oder weniger geraden Chromosomen, welche dann bald in ⟨förmiger Gestalt sich öffnen. Wenn die Zugfasern die Chromosomen in der Mitte oder nicht weit von der Mitte erfassen, kommen gewöhnlich die geschlossenen Ringe oder die Ellipsen, wenn aber die Ansatzstellen der Fasern von der Mitte entfernt sind, meistens offene Ringe oder offene Ellipsen zustande. Diese Formen sind verschieden, nicht nur bei verschiedenen Pflanzenarten, sondern auch bei den einzelnen Doppelchromosomen, daher die Kernplatte derselben Kernspindel oft mannigfaltig gestaltete Doppelchromosomen aufweist. Hierbei ist zu bemerken, daß, obgleich die Ansatzstellen der Zugfasern bei verschiedenen Chromosomenpaaren verschieden sind, sie doch an den beiden Elementen eines Doppelchromosoms einander entsprechen. Bald fangen die beiden Chromosomen eines jeden Paares an, sich zu trennen. Die Trennung geschieht wahrscheinlich durch die Kontraktion der Zugfasern, welche die an ihnen befestigten Chromosomen nach den Spindelpolen ziehen. Die beiden auseinandergehenden Chromosomen wandern dann in entgegengesetzter Richtung, bis sie die Spindelpole erreichen. Während dieser Zeit, oder schon vorher, wird in jedem einzelnen Chromosom

1) a. a. O., 1905, p. 5.

2) Vgl. Boveri, Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns. Jena, 1904, p. 52 ff.

die Längsspaltung sichtbar. Die oben erwähnten Vorgänge wurden besonders von Strasburger[1]) bei verschiedenen Pflanzen eingehend untersucht, und kann ich in den Hauptpunkten seine Angaben bestätigen.

Bei *Galtonia* werden die größeren Chromosomen gewöhnlich an ihren Enden von den Spindelfasern erfaßt, und deshalb nimmt jedes Doppelchromosom in der Kernplatte häufig eine <förmige Gestalt an, während die kleineren sanduhrförmig werden (Fig. 38, 39, Taf. III). So bleibt gewöhnlich die Ringbildung, welche so häufig in anderen Pflanzen vorkommt, aus. Der von Strasburger[2]) dargestellte Fall, in welchem die beiden Glieder eines Chromosomenpaares so fest aneinander hafteten, daß ihre Trennung erschwert und verzögert wurde, und durch Auseinanderweichen der Längshälften der beiden Chromosomen eine Ellipse zustande kam, scheint sehr selten vorzukommen. In der Metaphase ist sonst für gewöhnlich eine Längsspaltung der Chromosomen nicht bemerkbar. Erst nach der vollständigen Trennung der einzelnen Chromosomen und bei ihrer Annäherung an die Pole wird die Spaltung kenntlich, wie auch Strasburger[3]) schon bemerkt hat. Die gespaltenen Hälften weichen oft an ihren freien Enden mehr oder weniger auseinander und erzeugen Vförmige Figuren (Fig. 41, 42). So weit als ich *Galtonia princeps* zu untersuchen Gelegenheit fand, stimmte diese mit *Galtonia candicans* überein.

Wie schon von Strasburger[3]) beobachtet wurde, kommt den verschiedenen *Iris*-Arten eine verschiedene Größe der Chromosomen zu. Die Unterschiede fallen besonders bei Betrachtung der Kernplatte auf. Von den von Strasburger untersuchten drei *Iris*-Arten besitzt *Iris Pseud-Acorus* die kürzesten Chromosomen und *Iris squalens* die längsten; *Iris germanica* hält in dieser Beziehung zwischen beiden die Mitte. Ich habe hauptsächlich vier Arten von *Iris*, nämlich *Iris Pseud-Acorus*, *Iris spuria*, *Iris florentina* und *Iris pallida* untersucht. Von diesen zeigt *Iris Pseud-Acorus* die kürzesten Chromosomen in der Kernplatte, während den beiden letztgenannten Arten annähernd gleich lange Chromosomen zukommen, die ungefähr doppelt so lang sind wie diejenigen der ersten Art; *Iris spuria* hält ungefähr zwischen beiden die Mitte. Die Chromosomen werden meistens von den Spindelfasern an ihren

1) Über Reduktionsteilung usw., 1900.

2) a. a. O., 1904, p. 595 und Fig. 7.

3) a. a. O., 1900, p. 32.

Enden oder nahe den Enden erfaßt, und ist deshalb die Ringbildung in der Kernplatte selten. Bei *Iris Pseud-Acorus* habe ich manchmal die kleinen Ringe, wie Fig. 66 *e*, *f*, Taf. IV, und auch die offenen Ringe, wie Fig. 66 *c*, *d*, zu sehen bekommen. Die meisten Chromosomenpaare in der Kernplatte bilden dort aber kurze 〈förmige oder sanduhrförmige Figuren (Fig. 66 *a*—*c*, 67, 68). Dann gehen die Chromosomen jedes Paares auseinander, und auf ihrem Wege nach den Polen beginnt die Spaltung allmählich zu erscheinen. Die hier oft bemerkten Vförmigen Figuren verdanken ihre Entstehung dem Auseinanderweichen der gespaltenen Tochterfäden an einem Ende, so wie Strasburger[1]) in seinen eingehenden Untersuchungen gezeigt hat, und nicht einer Umbiegung des Doppelchromosoms, wie Belajeff[2]) meinte (Fig. 69—71, Taf. IV).

Bei *Lilium* werden die Chromosomen meistens nahe an ihren Enden von den Spindelfasern erfaßt; in solchen Fällen findet keine Ringbildung statt (Fig. 83 *a*—*c*, Taf. IV). Wenn aber die Befestigungsstelle der Fasern in der Mitte oder nahe der Mitte liegt, wie es manchmal vorkommt, bekommt man die ringartigen Bilder, wie ich sie in Fig. 83 *d*, *e* gezeichnet habe, zu sehen. Die Längsspaltung der Chromosomen tritt in der Metaphase noch vor der Trennung der Chromosomen deutlich hervor, ihr folgt während des Auseinanderweichens eine Trennung der Längshälften an dem freien Ende rasch nach, und man bekommt in den meisten Fällen 〈〉förmige Figuren mit starken oder weniger stark auseinanderweichenden Schenkeln (Fig. 84 *b*). Wenn aber die Chromosomen an der Spindel in ihrer Mitte oder nahe der Mitte befestigt sind, so bilden sich Doppelringe oder -Ellipsen usw. aus. Diese Stadien wurden für *Lilium* schon von Strasburger[3]), Grégoire[4]) und Mottier[5]) eingehend geschildert; ich kann in den Hauptpunkten nur die Angabe dieser Autoren bestätigen und gleichzeitig auf ihre Zeichnungen verweisen. Die Angabe von Dixon[6]), daß die zwei Hälften eines gespaltenen Chromosoms auf zwei verschiedene Pole verteilt werden sollten, kann ich nicht bestätigen.

---

1) a. a. O., 1900, p. 30 ff.

2) Über die Reduktionsteilung des Pflanzenkerns. Ber. d. Deutsch. bot. Ges., Bd. XVI, 1898, p. 27 ff.

3) a. a. O., 1900, p. 11 ff. und Fig. 16—36.

4) a. a. O., 1899, p. 256 und Fig. 15—22.

5) a. a. O., 1903, p. 253 ff., Fig. 2—6.

6) a. a. O., 1900, p. 6 ff.

Das Verhalten der Chromosomen in der Kernplatte zeigte sich bei drei von mir untersuchten *Allium*-Arten etwas verschieden. Bei *Allium Moly* erfassen die Spindelfasern die Chromosomen fast immer in der Mitte, und kommen daher die Ellipsen oder ⟨⟩förmigen Bilder dort sehr häufig vor. In der Tat scheinen fast alle Chromosomenpaare zuerst geschlossene Ellipsen oder ⟨⟩ darzustellen, und erst nach dem Beginn des Trennungsprozesses die an einer Seite geöffnete Figur zu entstehen, wie sie das linke Chromosomenpaar der Fig. 101, Taf. IV, zeigt. Bei den anderen zwei Arten liegt die Befestigungsstelle an den Spindelfasern nicht immer in der Mitte des Chromosoms, sondern sie befindet sich manchmal in einiger Entfernung von ihr. An ihren Enden befestigte Chromosomen scheinen nicht häufig vorzukommen. Die Kernplattenelemente bei den zwei anderen Arten sind etwas kürzer und dicker als bei der ersteren Art (Fig. 103). Die Längsspaltung der Chromosomen pflegt auch bei *Allium* später als bei *Lilium* sichtbar zu werden. Sie tritt gewöhnlich erst nach der vollständigen Trennung der zu Paaren vereinigten Chromosomen auf. Doch sind Bilder wie Fig. 103, welche die längsgespaltenen Chromosomen eines Paares noch an einem Ende vereinigt zeigen, nicht eben selten. Bei der Annäherung an die Pole werden die Chromosomen etwas dicker und kürzer, und die durch Spaltung erzeugten Schenkel spreizen mehr oder weniger auseinander (Fig. 105). Dann werden allmählich die Spindelpole erreicht. Daß die in der Anaphase sichtbaren Chromosomenpaare durch Längsspaltung entstehen, wie Strasburger[1]) schon zeigte, und nicht durch Querteilung, wie Ishikawa[2]) behauptet hat, konnte ich mit voller Klarheit feststellen (Fig. 106, 107).

Bei *Funkia* ordnen sich die großen Chromosomenpaare an der Peripherie der Kernplatte, während die kleinen sich in der Mitte zusammenlegen, wie auch Strasburger[3]) schon hervorgehoben hat (Fig. 130—132). Die großen Chromosomen werden gewöhnlich an ihren Enden von den Spindelfasern erfaßt, so wie das meistens bei *Lilium* der Fall ist. Deshalb gleichen die Formen, welche die Doppelchromosomen in der Kernplatte annehmen, auch denjenigen von *Lilium*. Nur sind bei letzteren die Chromosomen etwas größer wie bei *Funkia* (Fig. 129 *a—e*, 130—131). Die zur

1) a. a. O., 1900, p. 65 ff.
2) a. a. O., 1897, p. 200 ff.
3) a. a. O., 1900, p. 45.

Kernplatte angeordneten kleinen Chromosomen zeigen eine gewisse Ähnlichkeit mit denjenigen von *Iris Pseud-Acorus*, und oft nehmen sie sanduhrförmige Gestalt an (Fig. 128 *b*, *c*, 130). Die kleinen Ringe, die uns bei *Iris* begegneten, kommen auch hier nicht selten vor (Fig. 128 *a*, *d*, *e*). Die Trennung der Chromosomen vollzieht sich schneller bei den kleinen Chromosomen als bei den großen (Fig. 131). Bei jenen kommt die Längsspaltung erst nach der Trennung zur Erscheinung. Ob bei den großen Chromosomen die Längsspaltung schon vor der Trennung sich vollzieht, wie bei *Lilium*, oder erst nach dem vollständigen Auseinanderweichen, konnte ich nicht sicher feststellen. Strasburger[1]) äußert sich für die erste Möglichkeit, und so weit ich sehen konnte, liegt auch kein Grund gegen diese Annahme vor. Jedenfalls tritt die Längsspaltung bei beiden Chromosomenarten früher oder später ein, und bekommt man bald infolge des Spreizens der Spalthälften an ihren freien Enden V förmige Gebilde zu sehen (Fig. 133)[2]).

Die zur Kernplatte angeordneten Chromosomen von *Tradescantia* stellen wegen der schon erwähnten Verkettungserscheinung verschiedene Bilder dar, die von dem gewöhnlichen Schema abweichen. Nicht alle Chromosomen sind zu einer Kette verbunden, sondern man findet gewöhnlich einige Paare getrennt von den übrigen. Es kommt auch häufig vor, daß die meisten Chromosomenpaare in der Kernplatte getrennt sich zeigen und nur einige zu einer Kette verbunden sind. Fälle, in welchen die sämtlichen Chromosomen getrennt voneinander liegen, kommen auch manchmal vor. Die sämtlichen Chromosomen können auch zu einer vollständigen Kette vereint sein, doch sind solche Fälle ziemlich selten. Man bekommt auch verschiedene Bilder zu sehen, je nachdem die Chromosomen gegen die Mitte oder nahe den Enden von den Spindelfasern erfaßt wurden. In dem ersten Falle entstehen oft Ringe, Ellipsen oder S förmige Bilder, und in den letzten bilden sich häufig C- oder ⟩ förmige Figuren. Solche verschieden gestalteten Chromosomenpaare bilden, in dieser oder jener Weise miteinander vereint, alle möglichen Kombinationen, welche ich in meinen Abbildungen teilweise wiederzugeben suchte (Fig. 145—168). Die Substanz der Chromosomen ist an der Insertionsstelle der Zugfasern oft zu einem kurzen Zipfel vorgezogen (Fig. 145, 146, 148).

---

1) a. a. O., 1900, p. 46.

2) Vgl. Strasburger, a. a. O., 1900, Fig. 74.

Diese Erscheinung habe ich manchmal auch bei andern Pflanzen bemerkt, aber sie ist dort nicht immer so auffallend wie bei *Tradescantia* (vgl. Fig. 101). Die früheren Forscher wandten ihr bei *Tradescantia* auch schon ihre Aufmerksamkeit zu. So findet man entsprechende Bemerkungen und Zeichnungen in den Arbeiten von Strasburger[1]) und Mottier[2]). Die Chromosomen in der Kernplatte zeigen hier, wie überhaupt auch bei andern Pflanzen, eine homogene Struktur, aber ich habe doch bei einigen Präparaten Chromosomen gesehen, welche mehr oder weniger körnige Struktur erkennen ließen. Wie ich es in Fig. 148 gezeichnet habe, scheinen solche Chromosomen aus zwei Reihen von Körnern zu bestehen. Ähnliche strukturierte Chromosomen habe ich auch in Kernen gesehen, welche sich am Ende der Diakinese oder am Anfang der Spindelbildung befanden. Man wird unwillkürlich an die im Knäuelfaden oft beobachtete ähnliche Struktur erinnert, welche aber eine Reihe von Körnern zeigt und nicht die zu zwei Reihen wie hier. Wenn man die perlschnurartige Struktur der Knäuelfäden als normale Erscheinung annimmt, darf die ähnliche Struktur bei den Chromosomen nicht als ein Kunstprodukt gelten, vielleicht kommt sie nur nicht so oft zur Erscheinung wegen der Zusammendrängung der Chromatinelemente, die durch die Verkürzung der Chromosomen bewirkt wird. — Später trennen sich die einzelnen Chromosomen vollständig und sie wandern, je 12, in entgegengesetzter Richtung. Während ihrer Wanderung nach den Spindelpolen tritt die Längsspaltung deutlich hervor und die am Pole zusammengekommenen Chromosomen stellen 12 mehr oder weniger gekrümmte Doppelstäbchen dar (Fig. 149, 150)[3]).

Sobald die gespaltenen Chromosomen sich dem Pol nähern, rücken sie dicht aneinander und bilden die Anlage des Tochterkernes, um welche allmählich eine Kernmembran erzeugt wird. Ob jetzt die Chromosomen zu einem kontinuierlichen Faden verschmelzen oder nicht, ist eine noch nicht ganz gelöste Frage. Strasburger[4]), Mottier[5]), Schniewind-Thies[6]) u. a. sprachen

---

1) a. a. O., 1900, p. 49 u. Fig. 88—90. Auch derselbe 1904, p. 599.

2) a. a. O., 1903, p. 266 u. Fig. 30—32.

3) Vgl. Strasburger, a. a. O., 1900, Fig. 90—95, und Mottier, a. a. O., 1903, Fig. 33—34.

4) a. a. O., 1900, p. 22.

5) a. a. O., 1897, p. 36 und a. a. O., 1903, p. 257.

6) a. a. O., 1901, p. 12.

sich für die erste Möglichkeit aus, während Grégoire und Wygaerts[1]) die Bildung eines kontinuierlichen Fadens in Abrede stellen. Wegen der dichten Zusammendrängung der Chromosomen in der Anlage des Tochterkernes ist es nicht immer leicht, diesen Punkt klarzustellen. Nach eingehenden Beobachtungen gelangte ich zu dem Schluß, daß die Annahme von Grégoire sehr viel Wahrscheinlichkeit für sich hat. Das vielfach untersuchte *Lilium* ist kein günstiges Objekt für die Entscheidung der Frage, da die verhältnismäßig langen Tochterchromosomen gekrümmt dicht nebeneinander liegen. Doch vermochte ich bei eingehender Beobachtung das Vorhandensein verschiedener freier Enden in der Fadenmasse festzustellen, und kann ich daher der Angabe von Grégoire als sehr wahrscheinlich zustimmen. Bei *Lilium* unterliegen die Chromosomen in den Tochterkernen keiner besonderen Formveränderung, wie solche bei vielen andern Pflanzen erfolgt, nur werden sie entgegen ihrer zuvor bei der Annäherung an die Pole erfolgten Verkürzung jetzt wieder verlängert und dadurch etwas dünner (Fig. 86—88). So tritt der Tochterkern allmählich in die Prophase der zweiten Teilung ein, ohne eine merkliche Veränderung der Chromosomengestalt erfahren zu haben. Erwähnt sei an dieser Stelle, daß, wie schon von Sargant[2]) und Mottier[3]) beobachtet wurde, in den Embryosackmutterzellen von *Lilium* die Chromosomen in den Tochterkernen ihre ursprüngliche Gestalt verlieren und daß die Kerne sich anschicken, mehr oder weniger vollständig in den Ruhezustand einzutreten.

Bei *Tradescantia* liegen zuerst die Tochterchromosomenpaare ziemlich getrennt voneinander in den Tochterkernen, ohne einen kontinuierlichen Faden zu bilden (Fig. 151). Aber durch ihre bald nachher eintretende Vakuolisierung verlieren sie ihr ursprünglich homogenes Aussehen, dabei werden sie noch durch netzartige Fäden miteinander verbunden, so daß schließlich ihre individuelle Abgrenzung schwer wird. Es tritt der Kern damit mehr oder weniger weit in den Ruhezustand hinein, wie Mottier[4]) bereits hervorgehoben hat, doch kann man in ihm die stark ver-

---

1) a. a. O. 1903, p. 52.

2) The Formation of the Sexual Nuclei in *Lilium Martagon*; I. Oogenesis. Ann. of Bot., Vol. X, 1896, p. 464.

3) Über das Verhalten der Kerne bei der Entwicklung des Embryosacks und die Vorgänge bei der Befruchtung. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXI, 1898, p. 132; a. a. O., 1903, p. 269.

4) a. a. O., 1903, p. 266 ff.

änderten Chromosomen doch noch wieder erkennen (Fig. 153, Taf. V). Ähnliche Verhältnisse lassen sich auch bei *Allium* beobachten. Die Chromosomen in den Tochterkernen erfahren hier ebenfalls eine Vakuolisierung. Auch werden sie durch feine, mehr oder weniger zahlreiche Lininfäden miteinander verbunden; einen kontinuierlichen Faden bilden sie aber nicht (Taf. V, Fig. 109). Ähnlichen Formveränderungen der Chromosomen begegnet man auch bei *Galtonia* und *Funkia*. Von der Bildung des kontinuierlichen Fadens kann auch hier keine Rede sein, und vermag man immer die Grenzen der einzelnen Chromosomen mit größerer oder geringerer Deutlichkeit zu erkennen (Fig. 43—45). Bei *Iris* ist von einer Vakuolisierung der Chromosomen fast ebenso wenig zu bemerken wie bei *Lilium*. Die Tochterchromosomenpaare liegen ganz getrennt in den Tochterkernen, ohne einen kontinuierlichen Faden zu bilden (Fig. 72, 73). Nachher verlängern sich die Chromosomen mehr oder weniger stark, und es wird etwas schwerer, die einzelnen zu identifizieren (Fig. 73).

Wenn die Tochterkerne fertiggestellt sind, erscheinen gewöhnlich ein oder mehr Kernkörperchen in ihnen (Fig. 44, 45, 73, 110). Nur bei *Lilium* und *Tradescantia* habe ich bis jetzt keine Kernkörperchen in den Tochterkernen gesehen. Ob sie überhaupt bei diesen Pflanzen nicht vorkommen oder ob sie zwischen den Chromatinfäden verborgen sind, muß dahingestellt bleiben.

In den Pollenmutterzellen der meisten Monokotylen geschieht die Zellwandbildung gleich nach der Kernteilung; es werden so zwei Zellen durch die Zellwand voneinander getrennt. Dagegen bleibt bei vielen Dikotylen die Wandbildung zwischen den zwei Kernen aus, und liegen die beiden Tochterkerne in gemeinsamem Zellplasma. Bei den von mir untersuchten Pflanzen zeigte nur *Iris* keine Wandbildung zwischen den beiden ersten Kernen.

Die Tochterkerne gehen allmählich in die Prophase der zweiten Teilung über. Wie ich schon erwähnt habe, und das gilt zum mindesten für die von mir untersuchten Pflanzen, erreichen die Tochterkerne niemals den vollständigen Ruhezustand, es behalten vielmehr ihre Chromosomen allem Anschein nach ihre Individualität mehr oder weniger bei. Dieses Verhalten dürfte den meisten höher organisierten Pflanzen wohl zukommen. Der von Andrews[1]) bei

1) Karyokinesis in *Magnolia* and *Liriodendron* usw. Beih. z. bot. Centralbl., Bd. XI, 1902, p. 134.

Magnolia und *Liriodendron* beobachtete Fall, in welchem die Tochterkerne vollständig in den Ruhezustand übergehen sollen, bedarf noch weiterer Untersuchungen.

Bald treten die Tochterchromosomenpaare in den Kernen deutlich hervor. Die Spindel wird hier, wie bei der ersten Teilung, multipolar angelegt und erst allmählich zur bipolaren umgebildet. Wenn sie fertiggestellt ist, ordnen sich die Chromosomenpaare zur Kernplatte an. Dann vollzieht sich die Trennung der Schwesterchromosomen und ihre Beförderung nach den Spindelpolen. Diese zweite oder homöotypische Teilung wurde auch schon von Strasburger[1]), Guignard[2]), Grégoire[3]), Mottier[4]) u. a. mehr oder weniger eingehend untersucht, und kann ich in den Hauptpunkten die Ergebnisse ihrer Beobachtungen nur bestätigen.

Man kann den Vorgang bei *Galtonia* an den Figuren 46—51, Taf. III, verfolgen, und er bedarf keiner weiteren Erklärung. Die Größenunterschiede der Chromosomen treten auch hier sehr deutlich hervor, und kann man sie unschwer auch zählen (Fig. 50). Meine Figuren 154, 155, Taf. V, zeigen die Prophase bezw. die Anaphase der zweiten Teilung bei *Tradescantia*, für andere Bilder verweise ich auf die Arbeit von Strasburger[5]). Dort sind auch die Bilder entsprechender Stadien von *Iris* und *Funkia* zu vergleichen[6]). Meine Figur 111 zeigt die Anaphase der zweiten Teilung bei *Allium Moly*. Es ist hier zu bemerken, daß die Chromosomen wie bei der ersten Teilung von den Spindelfasern in der Mitte erfaßt werden. Diese bei *Allium* und auch bei anderen Pflanzen gemachten Beobachtungen regten in mir die Vorstellung an, daß die Insertionsstelle an den Spindelfasern für ein und dasselbe Chromosom in der ersten und zweiten Teilung sich gleich bleibt. Die Vorgänge bei *Lilium* sind schon von Grégoire[7]) und Mottier[8]) eingehend untersucht worden, und verweise ich des weiteren auf ihre Zeichnungen.

So ist also die Annahme, daß sich bei der zweiten Teilung die Trennung der schon in der ersten Teilung durch die Längs-

1) a. a. O., 1900.
2) a. a. O., 1899.
3) a. a. O., 1899.
4) a. a. O., 1897, p. 39 ff.; a. a. O., 1903, p. 258 ff.
5) a. a. O., 1900, Fig. 100—105.
6) a. a. O., 1900, Fig. 50—62, Fig. 75—82.
7) a. a. O., 1899, Fig. 32—41.
8) a. a. O., 1903, Fig. 12—18.

spaltung entstandenen zwei Tochterchromosomen vollzieht, nunmehr als richtig zu betrachten. Eine neue Längsspaltung, wie sie von einigen Autoren behauptet wurde, findet bei der homöotypischen Teilung nicht statt.

Zusammenfassung.

Wenn die Kerne der Pollenmutterzellen beinahe ausgewachsen sind, sammeln sich die Chromatinkörner an bestimmten Stellen ihres Gerüstwerkes an. Die Zahl der dadurch entstandenen Chromatinklümpchen scheint bei einigen Pflanzen der normalen Zahl der Chromosomen zu entsprechen. Dann kontrahiert sich das ganze Kerngerüst an einer Seite des Kernes; so kommt das Synapsisstadium zustande. Dieses Stadium ist als eine normale Erscheinung zu betrachten und nicht als ein durch Reagentien verursachtes Kunstprodukt. In der Synapsis scheinen die Chromatinklümpchen paarweise zu verschmelzen. Die zwei sich paarenden Chromatinklümpchen stammen wahrscheinlich von je einem väterlichen und mütterlichen Chromosom ab. Bei der Kopulation stellt sich eine gegenseitige Wechselwirkung der Substanzen ein, ohne daß jedoch die Chromatinklümpchen ihre Individualität verlieren.

Dann werden die Klümpchen mit Hilfe des Linins zu Fäden ausgesponnen. Die genauen Vorgänge bei der Fadenbildung sind nicht ganz klar. Es scheint, als ob aus den kopulierenden väterlichen und mütterlichen Chromatinklümpchen die Chromatinkörner nebeneinander in zwei Reihen in die Lininfäden einwandern und dort wahrscheinlich ein weiterer Austausch ihrer Substanzen stattfindet, da die einzelnen Chromatinkörner der beiden Fäden in besonders nahe Beziehung treten. So stellt der ausgesponnene Faden also einen Doppelfaden dar, wobei die Doppelnatur in diesem Stadium nicht selten deutlich in die Erscheinung tritt. Bei weiterer Verdickung des Fadens läßt sich seine Doppelnatur nur noch schwer, später überhaupt nicht mehr erkennen.

Nachdem der Faden vollständig ausgesponnen ist, verteilt er sich allmählich im ganzen Kernraum, und damit geht das Synapsisstadium in das Knäuelstadium über. Der Knäuelfaden stellt wahrscheinlich einen kontinuierlichen Faden dar, der aus einer Reihe von Chromatinkörnern zu bestehen scheint, die in die Grundmasse des Linins eingelagert sind. Bald tritt eine Längsspaltung des

Fadens ein, die als ein Wiederauseinandergehen der zuvor verschmolzenen zwei Fäden zu betrachten ist.

Dann teilt sich der Doppelfaden in Stücke, deren Zahl der reduzierten Chromosomenzahl entspricht. Jedes Stück stellt ein Chromosomenpaar dar, dessen Glieder wahrscheinlich von einem mütterlichen und väterlichen Chromosom stammen. Die Chromosomenpaare oder Doppelchromosomen werden dicker und kürzer, bis die Spindelbildung eintritt. Die Anlage der Spindel ist bekanntlich multipolar, um später in die bipolare umgebildet zu werden. Die Substanz der Kernkörperchen wird wahrscheinlich zum großen Teil zur Spindelbildung verwendet.

Die von den Spindelfasern erfaßten Chromosomenpaare ordnen sich zu Kernplatten an. Dort bekommt man die verschiedenen Bilder, wie geschlossene oder geöffnete Ellipsen oder Ringe usw., zu sehen, je nach der Länge der Chromosomen oder ihrem Insertionsort an den Spindelfasern. Dann wird jedes Glied des Chromosomenpaares von den Spindelfasern nach der entgegengesetzten Richtung gezogen und vollständig von den anderen getrennt.

Während der Wanderung der Chromosomen nach den Polen unterzieht sich jedes Segment einer Längsspaltung. Diese Spaltung wird schon bei einigen Pflanzen in der Metaphase sichtbar, aber bei den meisten erst nach dem Eintritt der Anaphase. Die an den Polen angelangten Tochterchromosomenpaare rücken zusammen und bilden die Anlage für die Tochterkerne.

In den Tochterkernen verlängern sich die Tochterchromosomen mehr oder weniger, aber sie scheinen keinen kontinuierlichen Faden zu bilden. Bei vielen Pflanzen verlieren die Chromosomen ihre Dichte und die scharfe Kontur durch Vakuolisierung und Anastomosierung, und wird es manchmal schwer, ihre ursprünglichen Formen zu erkennen. Doch scheinen die Chromosomen ihre Individualität nicht vollständig zu verlieren, und treten die Tochterkerne niemals vollständig in den Ruhezustand ein. Bei *Lilium* und auch bei einigen anderen Pflanzen behalten die Chromosomen ihre Dichte und Gestalt bei, und dann läßt sich ihre Individualität in den Tochterkernen immer deutlich feststellen.

In der Prophase der zweiten Teilung kann man wieder die Tochterchromosomenpaare in den Tochterkernen deutlich erkennen. Die Spindel ist zuerst wieder multipolar und wird erst nachher zur bipolaren Struktur umgebildet. Die von den Spindelfasern erfaßten Chromosomenpaare ordnen sich zur Kernplatte an, und nach dem

Vollzug ihrer Trennung gelangt jede Hälfte des Paares zu dem entgegengesetzten Pole. So geschieht die vollständige Trennung der in der Anaphase der ersten Teilung durch Längsspaltung angelegten Tochterchromosomen.

Die reduzierte Zahl der Chromosomen ist bei den von mir untersuchten Arten von *Lilium*, *Iris* und *Tradescantia* 12, und kann ich in diesem Punkt die Angaben der andern Forscher bestätigen. Bei den bis jetzt untersuchten *Allium*-Arten war die Zahl 8, und dieselbe Zahl habe ich auch bei *Allium Victorialis* und *Allium Cepa* gefunden, hingegen bei *Allium Moly* nur 7. Bei *Galtonia* beträgt die Zahl 8, unter welchen man 2 kleine und 5 große findet. Bei *Funkia Sieboldiana* sind die Größenunterschiede der Chromosomen sehr auffallend und beträgt ihre reduzierte Zahl 24, unter denen man 6 große und 18 kleine unterscheiden kann.

Aus dem Mitgeteilten kann man ersehen, daß nicht eine Paarung völlig ausgebildeter Chromosomen im Synapsisstadium, wie sie von einigen Zoologen behauptet wurde, stattfindet, sondern die von Chromatinklümpchen, welche wahrscheinlich die wichtigsten Bestandteile der Chromosomen darstellen. Nachher werden diese Chromatinklümpchen mit Hilfe des Linins zu Doppelfäden ausgesponnen, die als nebeneinanderliegende Ketten von Chromosomenpaaren betrachtet werden können. So kommen also die Chromosomen schon in ihrer Anlage als Paar zusammen, und als solche wachsen sie weiter, bis sie sich zu vollständigen Chromosomenpaaren ausgebildet haben. In der Metaphase der ersten Teilung trennen sich die beiden Glieder der Chromosomenpaare voneinander und wandern nach den entgegengesetzten Polen. Die erste Teilung ist also als eine Reduktionsteilung zu betrachten. In der zweiten Teilung geschieht die Trennung der in der Anaphase der ersten Teilung durch Längspaltung entstandenen Tochterchromosomen, und deshalb ist sie eine Aquationsteilung.

Figuren-Erklärung.

Die sämtlichen Bilder wurden nach Mikrotomschnitten mit Hilfe einer Abbéschen Camera ausgeführt. Vergr. ca. 1800.

Tafel III.

Fig. 1—51: *Galtonia candicans.*

Fig. 1. Junge Pollenmutterzelle mit ruhendem Kern.

Fig. 2. Dieselbe, etwas älteres Stadium.

Fig. 3 u. 4. Ansammlung der Chromatinkörner zu Klümpchen.

Fig. 5. Anfang der Synapsis.

Fig. 6—10. Die Kerne im Synapsisstadium. Fig. 6—8 zeigen die Paarung der Chromatinklümpchen. Fig. 9 u. 10 späterer Zustand der Synapsis.

Fig. 11 u. 12. Anfang der Knäuelbildung. Die Chromatinkörner sind noch nicht alle in Fäden angeordnet. In Fig. 11 sieht man einen Doppelfaden.

Fig. 13. Anfang des Knäuelstadiums.

Fig. 14 u. 15. Knäuelstadium. Fig. 15 zeigt an zwei Stellen Längsspaltung.

Fig. 16. Längsspaltung des Knäuelfadens.

Fig. 17. Längsgespaltener Knäuelfaden im Augenblick der Segmentierung.

Fig 18. Doppelchromosomen direkt nach ihrer Bildung.

Fig. 19*a*—*c*. Doppelchromosomen, verschiedene Kerne in gleichem Stadium wie Fig. 18.

Fig. 20 u. 21. Etwas späteres Stadium als in Fig. 18.

Fig. 22*a*—*f*. Doppelchromosomen des in Fig. 22 dargestellten Stadiums, verschiedenen Kernen entnommen. In *e* sieht man ein kleines Doppelchromosom zwischen den Gliedern eines großen Paares.

Fig. 23—27. Die Verkettung der Chromosomen.

Fig. 28. Eine Chromosomenkette.

Fig. 29—32. Spätere Diakinese, einzelne Doppelchromosomen voneinander getrennt liegend.

Fig. 33—37. Verschiedene Stadien der Spindelbildung.

Fig. 38 u. 39. Fertige Kernspindel mit Kernplatte.

Fig. 40. Dasselbe Stadium in Polansicht.

Fig. 41. Kernspindel in Anaphase mit längsgespaltenen Chromosomen.

Fig. 42. Dasselbe in etwas späterem Stadium.

Fig. 43. Die Tochterkerne, Zellplatte eben angelegt.

Fig. 44. Etwas späteres Stadium, Zellwand zwischen den zwei Tochterzellen gebildet.

Fig. 45. Eine Tochterzelle in ungefähr demselben Stadium wie in Fig. 44.

Fig. 46. Multipolare Spindelanlage der zweiten Teilung.

Fig. 47. Fertige Spindel der zweiten Teilung. Die Chromosomen der Kernplatte beginnen auseinander zu weichen.

Fig. 48. Etwas späteres Stadium.

Fig. 49. Die Spindel in der Anaphase.

Fig. 50. Dieselbe in Polansicht.

Fig. 51. Anlage der Enkelkerne.

Tafel IV.

Fig. 52—73: *Iris,*

und zwar Fig. 52—54 und 56—68 von *Iris Pseud-Acorus,* Fig. 68 und 69 von *Iris florentina,* Fig. 71—73 von *Iris pallida,* Fig. 55 von *Iris spuria.*

Fig. 52. Mutterkern in Ruhezustand.

Fig. 53. Beginn der Ansammlung der Chromatinkörner.

Fig. 54. Anfangsstadium der Synapsis.

Fig. 55. Etwas späteres Synapsisstadium.

Fig. 56 u. 57. Ausspinnen des Knäuelfadens, dessen Doppelnatur stellenweise erkennbar ist.

Fig. 58. Ausgesponnener Knäuelfaden noch im Synapsiszustand.

Fig. 59. Knäuelstadium.

Fig. 60. Längsspaltung des Knäuelfadens.

Fig. 61. Frühe Diakinese.

Fig. 62 *a, b.* Doppelchromosomen kurz nach ihrer Bildung; aus zwei verschiedenen Kernen in ungefähr gleichem Stadium wie dem in Fig. 61 dargestellten.

Fig. 63 u. 64. Spätere Diakinese.

Fig. 65. Multipolare Spindelanlage.

Fig. 66 *a—f.* Chromosomenpaare in der Kernplatte, verschiedenen Kernspindeln entnommen.

Fig. 67. Kernspindel in Metaphase.

Fig. 68. Etwas späteres Stadium derselben. Die Chromosomen beginnen auseinander zu weichen.

Fig. 69. Anfang der Anaphase.

Fig. 70 u. 71. Etwas späteres Stadium, die Längsspaltung der Chromosomen deutlich zeigend.

Fig. 72. Tochterkern kurz nach seiner Bildung.

Fig. 73. Derselbe in etwas späterem Stadium.

Fig. 74—88: *Lilium Martagon.*

Fig. 74. Mutterkern in Ruhezustand.

Fig. 75. Ansammlung der Chromatinkörner zu Klümpchen.

Fig. 76. Anfang des Synapsisstadiums.

Fig. 77. Synapsisstadium mit abgeplatteten Kernkörperchen.

Fig. 78. Knäuelfaden noch in Synapsiszustand.

Fig. 79. Knäuelstadium.

Fig. 80. Längsspaltung des Knäuelfadens.

Fig. 81. Frühe Diakinese; Stadium direkt nach der Segmentierung des Knäuelfadens.

Fig. 82. Spätere Diakinese.

Fig. 83 *a—e.* Doppelchromosomen in der Kernplatte, verschiedenen Kernspindeln entnommen.

Fig. 84 *a.* Längsgespaltenes Chromosomenpaar in Frontansicht.

Fig. 84 *b.* Dasselbe in Seitenansicht.

Fig. 85. Gespaltene Chromosomen aus der Anaphase.

Fig. 86. Etwas späteres Stadium. Die Chromosomen sind an den Polen angelangt.

Fig. 87. Tochterkern in Seitenansicht.

Fig. 88. Derselbe in Polansicht.

Fig. 89—111: *Allium*,

darunter Fig. 89—92, 103 und 104 von *Allium Victorialis*, Fig. 93—97, 99—102 und 105—111 von *Allium Moly*, Fig. 98 von *Allium Cepa*.

Fig. 89. Mutterkern in Ruhezustand.

Fig. 90. Ansammlung der Chromatinkörner zu Klümpchen.

Fig. 91. Anfangsstadium der Synapsis.

Fig. 92. Synapsisstadium.

Fig. 93. Dasselbe etwas später, Anfang der Knäuelbildung zeigend.

Fig. 94. Fertiggesponnener Knäuelfaden, noch in Synapsiszustand.

Fig. 95. Knäuelstadium.

Fig. 96. Längsspaltung des Knäuelfadens.

Fig. 97. Anordnung des Knäuelfadens zu Schlingen.

Fig. 98. Doppelchromosomen direkt nach der Segmentierung.

Fig. 99. Spätere Diakinese.

Fig. 100. Kernspindel, die Chromosomen noch nicht in der Kernplatte angeordnet.

Fig. 101. Kernspindel in der Metaphase.

Fig. 102. Dieselbe in Polansicht.

Fig. 103. Längsgespaltene Chromosomenpaare, noch nicht ganz voneinander getrennt.

Fig. 104. Kernplatte in Polansicht.

Fig. 105. Kernspindel in der Anaphase, die Längsspaltung der Chromosomen zeigend.

Fig. 106. Dieselbe vom Äquator aus gesehen.

Fig. 107. Schräge Polansicht in späterer Anaphase.

Tafel V.

Fig. 108. Eben gebildete Tochterkerne.

Fig. 109. Einer derselben in Polansicht.

Fig. 110. Beginn der Prophase der zweiten Teilung.

Fig. 111. Spindel der zweiten Teilung.

Fig. 112—133: *Funkia Sieboldiana*.

Fig. 112. Mutterkerne im Ruhestadium.

Fig. 113 u. 114. Ansammlung der Chromatinkörner zu Klümpchen.

Fig. 115 u. 116. Synapsisstadium.

Fig. 117. Die Knäuelbildung am Ende des Synapsisstadiums.

Fig. 118. Knäuelstadium.

Fig. 119. Längsspaltung des Knäuelfadens.

Fig. 120. Segmentierung der Knäuelfadens.

Fig. 121—123. Diakinese.

Fig. 124 *a*, *b*. Zwei aufeinander folgende Schnitte eines Kernes im Diakinesestadium.

Fig. 125 *a*—*e*. Verschiedene große Doppelchromosomen in Diakinese.

Fig. 126 *a*—*g*. Kleine Doppelchromosomen in Diakinese, verschiedenen Kernen entnommen.

Fig. 127. Multipolare Spindelanlage.

Fig. 128 *a*—*e*. Verschiedene kleine Doppelchromosomen in der Kernplatte.

Fig. 129 *a*—*e*. Verschiedene große Doppelchromosomen in der Kernplatte.

Fig. 130. Kernplatte in Seitenansicht.

Fig. 131. Dieselbe, etwas späteres Stadium. Die kleinen Chromosomen sind schon voneinander getrennt.

Fig. 132. Kernplatte in Polansicht.

Fig. 133. Kernspindel in der Anaphase. Die Längsspaltung der Chromosomen ist deutlich zu erkennen.

Fig. 134—155: *Tradescantia virginica.*

Fig. 134. Junger Mutterkern in Ruhezustand.

Fig. 135. Beginn der Ansammlung der Chromatinkörner zu Klümpchen.

Fig. 136. Synapsisstadium.

Fig. 137. Beginn der Knäuelbildung.

Fig. 138. Knäuelstadium.

Fig. 139. Längsspaltung des Knäuelfadens.

Fig. 140. Diakinese. Ein Teil der Chromosomen ist dicht zusammen gerückt.

Fig. 141 u. 142. Etwas späteres Stadium. Die meisten Chromosomen sind zu einer unregelmäßigen Kette zusammen verklebt.

Fig. 143. Beginn der Spindelbildung. Filzschicht um den Kern zeigend.

Fig. 144. Multipolare Spindelanlage.

Fig. 145—148. Verschiedene Formen von Chromosomen in der Kernplatte. Fig. 148 zeigt die Chromosomen mit körniger Struktur.

Fig. 149. Kernspindel in der Anaphase mit längsgespaltenen Chromosomen.

Fig. 150. Zusammenrücken der Chromosomen an den Polen.

Fig. 151. Anlage des Tochterkernes.

Fig. 152. Tochterkerne eben gebildet.

Fig. 153. Tochterkern in Polansicht.

Fig. 154. Tochterkern in der Prophase der zweiten Teilung.

Fig. 155. Spindel der zweiten Teilung in der Anaphase.

IV. Über Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Dikotylen.

Von

James Bertram Overton.

Mit Tafel VI u. VII.

I. Einleitung.

Auf kaum ein anderes Problem in der pflanzlichen Cytologie ist in den letzten Jahren mehr die Aufmerksamkeit der Forscher gerichtet gewesen, keines stellte aber auch dem Versuch der Lösung größere Schwierigkeiten entgegen, als die Frage nach der Reduktion der Chromosomenzahl. Betreffs der Frage, ob eine Reduktionsteilung im Pflanzenreiche stattfindet und in welcher Weise sie sich vollzieht, existieren noch jetzt Meinungsverschiedenheiten. Die letzten Angaben Farmers und Moores[1]), wie diejenigen Rosenbergs[2]), nach welchen die erste Teilung eine Trennungsteilung und die zweite eine Äquationsteilung ist, stimmen in diesem Punkt vollkommen mit Strasburgers[3]) neuester Auffassung diser Vorgänge überein. Berghs[4]) und Grégoire[5]) vertreten, gestützt auf ausgedehnte Untersuchungen, die Ansicht, daß eine doppelte Längsspaltung des Chromatinfadens während der ersten Teilung stattfindet, die erste Längsspaltung aber nur eine Trennung

---

1) J. B. Farmer and J. E. S. Moore, „New Investigations into the Reduction Phenomena of Animals and Plants." Preliminary Communication. Proc. Roy Soc. LXXII, 104—108, 1903.

2) O. Rosenberg, „Über die Reduktionsteilung in *Drosera*." Meddelande från Stockholms Högsk. Bot. Inst., Separatabr. p. 7, 1904.

3) E. Strasburger, „Über Reduktionsteilung." Sitzber. der preuß. Akad. der Wiss., XVIII, p. 596, 1904.

4) J. Berghs, „La formation des Chromosomes hétérotypiques dans la sporogénèse végétale." La Cellule, Bd. XXI, No. XXII, 1904.

5) V. Grégoire, „La réduction numérique des chromosomes et les cinèses de maturation." La Cellule XXI, 2. fasc. 303 und 307, 1904.

zuvor vereinigter Chromosomen darstelle. So ergebe die Verteilung dieser Chromosomen auf die Tochterkerne tatsächlich auch eine Reduktionsteilung.

Als ich mich anderer Fragen wegen mit dem Studium der Pollenmutterzellen von *Thalictrum purpurascens* beschäftigte, fand ich, daß diese Pflanze ein besonders günstiges Objekt für die Untersuchung der Kernteilungsvorgänge, die zur Reduktion der Chromosomenzahl führen, sei. Auf ihr Studium verlegte ich denn auch meinen ganzen Eifer, stellte aber auch zum Vergleich Untersuchungen an anderen Dikotylen, wie *Helleborus foetidus* und *Podophyllum peltatum*, ferner *Calycanthus floridus* und *Campanula grandis* an, die sich ebenfalls für den gewünschten Zweck als geeignet erwiesen.

Einen eingehenderen Bericht über die Literatur, welche die Reduktion der Chromosomenzahl zum Gegenstande hat, hier zu geben, halte ich für überflüssig. Die Arbeiten Strasburgers, Guignards, Grégoires usw. sind allen wohlbekannt. Zudem findet sich vornehmlich die botanische Literatur über diesen Gegenstand in umfassender Weise in den Werken Strasburgers[1]), Coulters und Chamberlains[2]) und Koernickes[3]).

In der vorliegenden Arbeit werde ich mich darauf beschränken, nur die Autoren anzuführen, die in direkter Beziehung zu den behandelten Punkten stehen.

Im Frühjahr 1904 wurde das Untersuchungsmaterial nach den herrschenden Methoden vorbereitet. Von den Fixierungsmitteln gaben Flemmings Chrom-Osmium-Essigsäure, einprozentige Chrom-Essigsäure und Carnoys Alkohol-Eisessig die besten Resultate. Zur Färbung der Schnitte wurden Safranin-Gentianaviolett-Orange-G nach Flemming und Heidenhains Eisenhämatoxylin verwandt. Für die Differenzierung der Struktur des sogenannten ruhenden Kernes und der Synapsis erwies sich Eisenhämatoxylin als hervorragend wertvoll, indem die Details mit großer Deutlichkeit hervortraten. Bei manchen Pflanzen, wo das Synapsisstadium sich nicht gut färben ließ, wurden die Präparate zunächst mit Eisenhäma-

1) E. Strasburger, „Über Reduktionsteilung, Spindelbildung, Centrosomen und Cilienbildner im Pflanzenreich." Jena 1900.

2) J. M. Coulter and C. J. Chamberlain, „Morphology of the Angiosperms", 114 ff., 139 ff., 1903.

3) M. Koernicke, „Der heutige Stand der pflanzlichen Zellforschung." Ber. d. Deutsch. bot. Ges. XXII, [116] ff., 1904.

toxylin behandelt, dann entfärbt, bis der Synapsisknäuel hell erschien, und schließlich mit Gentianaviolett gegengefärbt. Auf diese Weise erhielt ich ausgezeichnete Bilder.

Gewöhnlich begann man das Studium der Teilung des Kernes mit dem Stadium der Chromosomenbildung oder höchstens der Differenzierung des Kernfadens. Hierdurch geriet man auf einen falschen Weg. Die Bildung der Chromosomen mußte genauer studiert werden, um mehr Einblick in ihre Organisation zu gewinnen.

II. Über den Bau des ruhenden Kernes vegetativer Zellen.

Bevor die in jungen Pollenmutterzellen sich zeigenden Bilder, welche in dieser Arbeit besprochen werden sollen, ihre Erklärung finden, erscheint es mir unerläßlich, einige der Befunde wiederzugeben, die ich beim Studium des Kernes vegetativer oder somatischer Zellen erhielt. Neuerdings fiel es Rosenberg[1]) in bestimmten Gewebezellen auf, daß die Zählung der chromatischen Ansammlungen, die sich in ihnen kenntlich machen, der Zahl der Chromosomen entspricht, welche die Teilungszustände aufweisen. Er schließt daraus, daß jedes dieser „Chromatinkörner" ein Chromosom repräsentiert, und daß die Chromosomen im Ruhezustande des Kernes nicht vollständig aufgelöst werden, „sondern noch weiter bis zuletzt, wenn auch in etwas modifizierter Form, ihre Selbständigkeit beibehalten und also einen immer vorhandenen Teil, ich möchte sagen, ein Organ des Kerns ausmachen."

Um zu erfahren, ob Rosenbergs Hypothese auch für die zu der vorliegenden Untersuchung verwandten Pflanzen Geltung hätte, wurden Zellen aus verschiedenen Teilen der einzelnen Pflanzenarten studiert. In fast allen Pflanzen konnten Zellen gefunden werden, deren Kerne deutlich die „Chromatinkörner" zeigten, deren Zahl auch immer mit der der jeweiligen Chromosomen übereinstimmte. *Thalictrum purpurascens* zeigt diese Körper in besonderer Deutlichkeit. Ich verweise nur auf die Fig. 1, 2, 3 und 4, Taf. VI, welche dem Sproß-Vegetationspunkt, dem Haar eines jungen Blattes, der Wand einer jungen Anthere und einer Wurzelspitze entnommen wurden. Sie alle weisen deutlich die „Chromatinkörner" auf. Nicht alle Zellen der Wurzelspitze zeigen diese Körper so deutlich.

---

1) O. Rosenberg, „Über die Individualität usw., a. a. O., 25 5.

Die somatische Chromosomenzahl ist 24. 24 ist auch die Zahl dieser Körper. In Fig. 24, Taf. VI, ist eine Zelle aus einer jungen Antherenwandung von *Calycanthus floridus* mit 16 Pseudonukleolen, der Zahl, die jener der somatischen Chromosomen dieser Pflanze entspricht, dargestellt. In dem Gewebe des Connectivs der meisten Antheren kann man Kerne mit diesen Körpern finden.

Die Prüfung lebender, im Saft der betreffenden Pflanze untersuchter Zellen ergab erwünschte Resultate. So konnten in den Kernen der Haarzellen von *Cucurbita Pepo*, und zwar besonders deutlich in den am meisten aktiven Endzellen, die betreffenden Körner beobachtet werden, wenngleich ihre Unterscheidung nicht immer leicht ist. Ihre Zahl sicher zu stellen gelang nicht.

Die vorgenommenen Untersuchungen beweisen überzeugend genug das Vorhandensein der genannten Chromatinansammlungen und ebenfalls die Tatsache, daß ihre Zahl mit der der somatischen Chromosomen übereinstimmt. Daß sie wirklich Chromosomen andeuten, ist sicher. Die Unmöglichkeit, sie stets zu erkennen, erklärt sich daraus, daß sie nur in gut ernährten Zellkernen sich deutlich zeigen. In derartigen Kernen mag ein Überfluß an Chromatin vorhanden sein, der um die Zentren gesammelt blieb, ohne sich auf das Netzwerk der Chromosomen zu verteilen. Um diese Zentren sammelt sich auch das anderweitige Chromatin, wenn die Zelle sich zur Teilung anschickt. Diese Chromatinansammlungen scheinen mir ein fast sicherer Beweis für die Fortdauer eines Chromosomenteils, somit auch für die Individualität der Chromosomen zu sein. Wir werden auf diesen Punkt nochmals nach der Betrachtung der Pollenmutterzellen zurückkommen.

III. Die Kerne der Pollenmutterzellen.

Alle botanischen Cytologen stehen auf dem Standpunkt, daß mit dem Eintritt der numerischen Reduktion der Chromosomen in Pollen- und Embryosack-Mutterzellen eine neue Generation anhebt. Der Beginn dieser Generation fällt zusammen mit dem Auftreten der Synapsis in den Mutterzellen, selbst wenn eine Trennung und Abrundung der einzelnen Zellen noch nicht stattgefunden haben sollte. Wenn man auch die Frage nach der Reduktion der Chromosomenzahl so oft an Pollenmutterzellen, weniger häufig allerdings an Embryosackmutterzellen zu lösen versucht hat, so war die

Aufmerksamkeit der Forscher nur auf die Teilungsfiguren und die dabei vor sich gehende Verteilung der Chromatinsubstanz beschränkt gewesen. Die jüngeren Entwicklungstadien blieben dabei fast gänzlich unberücksichtigt.

Zum Studium der Parthenogenesis bei *Thalictrum purpurascens*, das ich unternahm, war die Herstellung einer großen Anzahl von Serienschnitten aus Pollenmutterzellen dieser Pflanze nötig. Dabei zeigten sich in den Präparaten bemerkenswerte Eigenheiten, besonders in solchen, welche das Synapsisstadium aufwiesen. Da dieses Stadium bisher nur wenig studiert worden war, und eine genaue Untersuchung bei dem durch die neueren Arbeiten veränderten Stand der Reduktionsfrage geboten erschien, so folgte ich gerne der Aufforderung von Herrn Geheimrat Strasburger, dieses Stadium eingehend bei verschiedenen Pflanzen zu untersuchen. Es stellte sich bald heraus, daß, wenn die in der Synapsis vorliegenden Verhältnisse richtig erkannt werden sollten, das Studium der früheren Stadien vorangehen mußte. Dieses Studium ergab folgendes:

IV. Die Stadien vor der Synapsis.

Kurz nach der Teilung der Urmutterzelle nimmt der Kern der Pollenmutterzelle das typische, netzige Aussehen eines ruhenden Kerns an. Es zeigt sich ein feines Lininnetzwerk, mit zahlreichen Chromatinkörnchen von verschiedener Größe und Form besetzt. Stärkere Chromatinansammlungen finden sich vor (Fig. 5, 6, 7, 15, 16, 25, 26, 39, 40, Taf. VI, Fig. 53, Taf. VII), die in fast allen Präparaten bei sehr jungen Zellen deutlich hervortreten und gezählt werden können, wobei sich herausstellt, daß ihre Zahl immer mit der der somatischen Chromosomen übereinstimmt. Bei *Thalictrum purpurascens* beträgt die Zahl solcher Ansammlungen 24 (Fig. 5, 6, 7, Taf. VI); bei *Calycanthus floridus* ebenfalls 24 (Fig. 30, 40, Taf. VI); bei *Campanula grandis* 16 (Fig. 25, 26, Taf. VI); bei *Helleborus foetidus* wieder 24 (Fig. 39, 40, Taf. VI). Bei *Podophyllum peltatum* waren die Ansammlungen schwer zu unterscheiden und konnten nicht mit Sicherheit gezählt werden. Die Chromatinansammlungen sind allem Anschein nach mit den schon für vegetative Zellen beschriebenen homolog. Sie stellen zweifellos Teile der Chromosomen dar, welche nicht netzig geworden sind.

Bei Betrachtung der Fig. 5, 6, 7, 15, 16, 25, 26, 39, 40, Taf. VI, fällt auf, daß die Chromatinpartien bestimmt gruppiert

sind. In vielen Fällen liegen zwei Chromatinansammlungen parallel, doch gänzlich getrennt. Durch sorgfältiges Färben gelingt es, die einzelnen Chromatinkörnchen auf diesem Stadium gegeneinander zu differenzieren. Bei *Thalictrum purpurascens* verwischen sich die Umrisse der einzelnen Körnchen, nach und nach sind alle vereinigt zu einem größeren Körper, der sehr viel länger als breit ist und so in der Form an ein Chromosom erinnert (Fig. 5, 6, 7, Taf. VI). Obgleich diese Körper in der Regel viel kleiner als die später bei der Teilung sich vorfindenden Chromosomen sind, so gleichen sie diesen doch sehr, und ich glaube, daß sie in der Tat die Chromosomen der Urmutterzelle repräsentieren. Wie dem auch sein mag, das steht fest, daß Körper vorhanden sind, welche wie Chromosomen aussehen, oft Seite an Seite liegen oder mit den Enden aneinander stoßen, doch nicht verschmolzen sind. Diese Körper bezeichne ich als Prochromosomen.

Unmittelbar, nachdem die Chromatinkörner in den Prochromosomen verschwunden sind, nähern sich diese und scheinen dann oft mit den Seiten oder Enden, je nachdem der Fall liegt, vereinigt zu sein (Fig. 5, 6, Taf. VI). Bei *Thalictrum purpurascens* sind die Prochromosomen, obgleich sie wohl vor Beginn wie während der Synapsis deutlich erkennbar sind, in vielen Fällen fast isodiametrisch, sodaß es nicht wohl möglich ist, zu entscheiden, ob die schließlich stattfindende Vereinigung seitlich oder mit den Enden erfolgte. Jedenfalls treten die Prochromosomen gepaart in die Synapsis ein. *Thalictrum purpurascens* zeigt dieses Phänomen mit großer Klarheit, obgleich die Kerne verhältnismäßig klein sind. Hier haben die Prochromosomen, welche anscheinend mit ihren Enden sich vereinigen, das Aussehen von zwei birnenförmigen Körpern, als ob jedes Chromosom an seinem inneren Ende zusammengedrückt worden wäre. Die Prochromosomen, welche sich seitlich zu vereinigen scheinen, zeigen diese birnenförmige Gestalt nicht (Fig. 5, 6, 7, Taf. VI). Dabei läßt sich feststellen, daß der größere Teil des Chromatins, wenn nicht alles, in der Prochromosomenbildung aufgeht. Der Lininfaden läßt sich, besonders dann, wenn er vom Chromatin getrennt ist, als ein feiner, perlschnurförmiger Faden erkennen. Selbst wenn das Kernnetz lockerer wird, ist es sehr schwer, bei diesem Objekt irgend welche parallel gelagerten Lininfäden zu unterscheiden, obgleich die Paarung der Prochromosomen so klar zu verfolgen ist. — Der Kern wird größer, und das ganze Kernnetz zieht sich nach und nach zusammen,

wobei es eine mehr oder weniger kompakte Masse in der Kernhöhle bildet. Gewöhnlich liegt es an einer Seite derselben, während der Nukleolus sich frei in der Höhlung findet. Zahlreiche Lininfäden verlaufen von der Synapsismasse nach der Kernmembran.

Bei *Calycanthus floridus* sind die Prochromosomen in der Form von denen bei *Thalictrum purpurascens* ziemlich verschieden. In den Kernen sehr junger Mutterzellen ist eine paarweise Anordnung von Chromatin- und Lininelementen klar erkennbar (Fig. 15, 16, Taf. VI). Das kann bei dieser Pflanze leichter als bei *Thalictrum purpurascens* festgestellt werden und zwar wegen der bedeutenderen Größe der Chromatin- und Lininstrukturen (Fig. 15, Taf. VI). Die Prochromosomen liegen parallel; die Elemente der verschiedenen Paare sind miteinander durch Lininfäden verbunden. Diese Lininbrücken verlaufen oft, wenn nicht immer, parallel. Zahlreiche Querfäden verbinden die gepaarten Körper. Dieser Parallelismus aller Teile zeigt sich noch deutlicher mit fortschreitender Entwicklung. Die Querfäden von Linin werden eingezogen, und eine Struktur tritt hervor, die an ein Spirem erinnert (Fig. 16, 17, Taf. VI), welches doppelt ist, dessen Teile miteinander auch weiterhin nicht verschmelzen, wie es die Prochromosomenpaare zeigen. Anscheinend sind zwei unabhängige, kontinuierlich verlaufende Spireme da, von denen ein jedes aus einem Lininfaden besteht, welcher die Prochromosomen und außerdem noch Chromatinkörnchen verschiedener Größe trägt. Wenn der Kerninhalt sich in der Synapsis zusammenzieht, zerfallen die Prochromosomen in eine größere Zahl von Körnchen, und die Anordnung zu Paaren verliert an Deutlichkeit (Fig. 18, Taf. VI). Es stellt sich dabei anscheinend eine Wechselwirkung der Chromatinelemente ein. An Stelle von zwölf Paaren parallelliegender Prochromosomen findet man zwölf Paare von Chromatingruppen. Sehr oft erscheinen diese Gruppen wie vollständig verschmolzen, in anderen Fällen ist es, als blieben sie distinkt. Selbst wenn ein Austausch von Elementen jetzt stattfände, verlieren die Prochromosomen ihre Identität nicht.

Die Zahl der Prochromosomen beträgt bei *Campanula grandis* 16. Diese geringe Zahl gestattet es, leicht und genau eine Zählung vorzunehmen, obgleich die Kerne verhältnismäßig klein sind. Der junge Kern erinnert im Aussehen sehr an den schon beschriebenen von *Calycanthus floridus*, mit der Ausnahme, daß fast alles Chromatin in den Prochromosomen angesammelt erscheint (Fig. 25, 26,

Taf. VI). Die Prochromosomen sind parallel angeordnet, sie erscheinen dichter als bei *Calycanthus floridus*. Das Linin zeigt allgemein die Tendenz zur Paarung; zusammenhängende, chromatische Spireme werden anscheinend vor der Synapsis nicht gebildet (Fig. 27, 28, Taf. VI). Oft findet man gerade vor der Synapsis alle Prochromosomen auf der einen Seite des Kerns, das Lininnetzwerk hinter sich lassend (Fig. 26, Taf. VI). An dieser Seite des Kernes wird später die Synapsis vor sich gehen. In der Synapsis haben wir einen stufenweise verlaufenden Prozeß vor uns. Anscheinend tritt keine Verschmelzung von Linin- oder Chromatinelementen vor der Synapsis ein (Fig. 26, 27, Taf. VI). Die Prochromosomenpaare sowohl, wie die gepaarten Lininfäden können leicht beim Eintritt in das frühe Synapsisstadium unterschieden werden (Fig. 28, Taf. VI).

Obgleich *Helleborus foetidus* viel größere Kerne als alle bisher in dieser Arbeit berücksichtigten Pflanzen besitzt, so war doch das Studium der Phasen vor der Synapsis sehr schwierig. Die Vorgänge, welche sich in den sehr jungen Kernen abspielen, erinnern an jene, die schon für *Calycanthus floridus* und *Campanula grandis* beschrieben wurden (Fig. 39, 40, Taf. VI). Die Prochromosomen fanden sich auch hier vor, doch waren sie oft in die Länge gezogen und retikuliert, und zwar mehr als bei den anderen Pflanzen. Linin und Prochromosomen haben dieselbe allgemeine Tendenz, sich auf diesem Stadium paarweise anzuordnen (Fig. 39, 40, Taf. VI). Anstatt daß die Fäden sich verdicken oder verschmelzen, werden Linin und Chromatin dünner und länger, sodaß schließlich die Kernhöhle mit einem System feiner Fäden erfüllt ist, welche an vielen Stellen parallel zu verlaufen scheinen, mit oft deutlichen Spuren von Prochromosomen (Fig. 42, 43, 44, Taf. VI). Zweifellos werden in diesem Falle wieder zwei Parallelsysteme, d. h. Spireme, gebildet (Fig. 42, 43, 44, Taf. VI). Die Elemente der Prochromosomen wandern auf die Lininfäden aus, bleiben also nicht gehäuft beisammen (Fig. 41, 42, Taf. VI). Endlich wird die Kernhöhle mit einem System feiner Fäden angefüllt, in welchem es sehr schwierig ist, Linin und Chromatin zu unterscheiden (Fig. 44, Taf. VI). Schließlich ballt sich dieses ganze System feiner Fäden zusammen und gewährt das Bild einer typischen Synapsis (Fig. 45, Taf. VI).

Podophyllum peltatum besitzt große Kerne. Trotz eifrigen Suchens gelang es mir nicht, in dieser Pflanze irgend etwas zu finden, was genau mit den Prochromosomen der anderen Unter-

suchungsobjekte korrespondierte. Parallel liegende Chromatinkörper konnten wohl aufgefunden werden, doch war ihre Zahl übermäßig groß im Verhältnis zu der der somatischen Chromosomen, welche 16 bei dieser Pflanze beträgt (Fig. 53, 54, Taf. VII). Damit ist jedoch nicht gesagt, daß die Prochromosomen hier nicht existierten. Sie können wohl durch Gruppen von Chromatinkörpern repräsentiert sein. Zum Beispiel kann man mehrere der paarweise zusammenliegenden, in den Fig. 53 und 54, Taf. VII, dargestellten Körper zusammen als ein Prochromosom auffassen. Doch die Hauptsache ist, daß auch hier gerade so wie bei den anderen Pflanzen Linin- und Chromatinstrukturen parallel zu liegen kommen (Fig. 53, 54, Taf. VII). Der Kern erinnert sehr an den mancher monokotyler Gewächse, welche letzthin von mehreren Forschern untersucht wurden. In dem Maße, als der Kern an Größe zunimmt, nehmen die größeren Chromatinmassen an Umfang ab, die verbindenden Fäden werden gleichmäßiger und in ihrer ganzen Länge glatt. Gerade in diesem Zustande kann man die Chromatinelemente an parallel verlaufenden Lininfäden angeordnet sehen (Fig. 54, Taf. VII). Dann verschwinden diese Ansammlungen, und es finden sich anscheinend nur zusammenhängende Fäden von gleichmäßiger Dicke vor. Dabei ist es sehr schwer, Linin und Chromatin zu unterscheiden. Das Chromatin ist allem Anschein nach auf die Lininfäden verteilt worden (Fig. 55, Taf. VII). Schließlich tritt dieses feine Fadensystem in das Stadium der Synapsis ein.

Um kurz das über die eben beschriebenen Vorgänge Gesagte zu rekapitulieren, so bleiben viele Chromatinkörnchen der Urmutterzelle in den Mutterzellen um bestimmte Zentren als Prochromosomen angesammelt, die zu Paaren angeordnet erscheinen, und zwar liegen sie dabei mit den Enden (*Thalictrum purpurascens*) oder den Seiten aneinander. Das Linin, welches die beiden Bestandteile der gepaarten Prochromosomen verbindet, ist immer in parallelen Fäden angeordnet. Nicht immer findet sich alles Chromatin in den Prochromosomen angesammelt vor, manche Körnchen können auf den parallel verlaufenden Lininfäden verteilt liegen. Die Prochromosomenpaare und das Linin, welches diese Paare verbindet, repräsentieren zweifellos die retikulierten, in zwei parallelen Reihen angeordneten Chromosomen der Urmutterzelle. Alles, ausgenommen *Thalictrum purpurascens*, deutet darauf hin, daß diese somatischen Chromosomen mit ihren Enden in zwei parallelen Systemen an-

geordnet sind. Bei *Thalictrum purpurascens* und *Calycanthus floridus* bleiben die Prochromosomen deutlich. Sie zerfallen entweder im Stadium der Synapsis (*Thalictrum purpurascens*) oder unmittelbar vorher (*Calycanthus floridus*) in Chromatinkörnchen. Es stellt sich dann anscheinend eine Wechselwirkung der Elemente zwischen diesen Prochromosomen ein, wobei die Prochromosomen aber ihre Identität wahren. Bei *Campanula grandis* kann man beobachten, daß die parallel liegenden Prochromosomen und Lininfäden, die bis zur Synapsis zu unterscheiden sind, vor diesem Stadium nicht in ihre Elemente zerfallen. Bei *Helleborus foetidus* werden die Elemente der Prochromosomen über die parallel verlaufenden Lininfäden verteilt; so zeigen sich zwei feine, für sich zusammenhängende Spireme, welche als getrennte Fäden in das Stadium der Synapsis eintreten. Bei *Podophyllum peltatum* sind die Prochromosomen nicht als solche erkennbar, sie können durch Gruppen von Chromatinmassen repräsentiert sein, welche, durch Lininfäden miteinander verbunden, in Parallelreihen während der Retikulation angeordnet sind. Diese Chromatinmassen werden über die parallel zueinander verlaufenden Lininfäden verteilt, und es bilden sich so, wie bei *Helleborus foetidus*, zwei voneinander unabhängige, kontinuierliche Spireme aus, welche ungepaart und unverschmolzen in die Synapsis eintreten. In allen Fällen ballen sich Linin und Prochromosomenpaare, welch letztere auf den Lininfäden verteilt oder nicht verteilt sein können und mit diesen Fäden kontinuierliche Spireme bilden, in der Synapsis an irgend einer Stelle in der Kernhöhle zusammen. Der Nukleolus wird dabei von der Fadenmasse eingeschlossen oder bleibt frei in der Höhle liegen.

V. Die Synapsis.

Im Jahre 1895 führte Moore[1]) den Ausdruck „Synapsis“ ein als Bezeichnung für ein Entwicklungsstadium im Kern, welches der ersten Reifungsteilung vorausgeht und sich durch ein Zusammenballen des Chromatinfadens charakterisiert. Moore nahm an, daß

---

1) J. E. S. Moore, On the structural changes in the reproductive cells during Spermatogenesis of Elasmobranchs. Quart. Journ. Mic. Soc. XXXVIII, 287, 1895. — Ders., On the essential similarity of the process of chromosome reduction in animals and plants. Ann. Bot., IX, 435, 1895.

auf diesem Stadium die hypothetische Chomatinreduktion, welche zur Chromosomenvereinigung führe, stattfände. Seit der Zeit haben die Cytologen fortwährend diesen Vorgang für Pollen- und Embryosackmutterzellen beobachtet und beschrieben. Der Ausdruck Synapsis ist von den meisten späteren Forschern nur für den Vorgang des Zusammenballens des Chromatins verwandt worden, und die Entdeckung Moores ist, wie manche andere wichtige Entdeckung, übergangen worden, da man ihren wahren Wert nicht schätzen konnte. Obgleich sich diese Zusammenballung immer in Präparaten aus gut fixiertem Material zeigt, so wurde dieser Zustand von vielen Beobachtern doch als Artefakt angesehen, oder ihm eine größere Bedeutung abgesprochen, und er einfach für eine Phase gehalten, welche der Bildung des Spirems vorausgeht, aus dem dann mehr oder weniger direkt die Chromosomen in reduzierter Zahl hervorgingen. Auf zoologischer Seite war es Haecker[1]), der, nach neueren Untersuchungen, diese Erscheinung für einen natürlichen Zustand erklärte. Miß Sargant[2]) beobachtete dieses Stadium sogar in lebenden generativen Zellen von Pflanzen. Schaffner[3]) glaubt dagegen in der Synapsis das Resultat schlechter Behandlung des Materials erblicken zu müssen und hält die von Miß Sargant beschriebenen Synapsisstadien für Kunstprodukte. Ich habe konstant bei Prüfung lebender Pollenmutterzellen die Synapsis beobachten können. Man neigt überhaupt in der letzten Zeit dazu, in der Synapsis einen in der Natur bestehenden Zustand anzuerkennen.

Schon im Jahre 1882 beobachtete Strasburger[4]) die Synapsis in den Pollenmutterzellen von *Fritillaria persica* und gab eine Abbildung davon. Elf Jahre später war es Zimmermann[5]), der denselben Zustand für die Embryosack- und Pollenmutterzellen von

1) V. Haecker, Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre, 99, Jena, 1899.

2) Ethel Sargant, The formation of the sexual nuclei in *Lilium Martagon*. I. Oogenesis, Ann. Bot. X, 451, 1896.

3) J. H. Schaffner, The division of the macrospore nucleus. Bot. Gaz. XXIII, 442, 1897.

4) E. Strasburger, Über den Teilungsvorgang der Zellkerne und das Verhältnis der Kernteilung zur Zellteilung. Archiv für mikr. Anatomie XXI, Sonderabdr. 6, Taf. I, Fig. 3, 1882.

5) A. Zimmermann, Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pflanzenzelle, Band II, Heft 1, Taf. I u. II, Fig. 3, 16, 17, Tübingen, 1893.

Lilium Martagon abbildete. Dixon[1]) beschrieb 1896 die Synapsis in den Pollenmutterzellen von *Lilium* und nimmt mit Moore[2]) an, daß dieser Zustand ein natürlicher und nicht künstlich hervorgerufener sei. Lidforss[3]) bildet konstant Synapsisstadien aus Embryosackmutterzellen mehrerer Pflanzen, die mit verschiedenen Fixierungsmitteln behandelt worden waren, ab. Im Jahre 1899 erklärte dann Guignard[4]), daß die Zusammenballung des Chromatins als Artefakt anzusehen sei; ihm war es nicht möglich, ein solches Stadium in den Pollenmutterzellen von *Najas major* zu entdecken. Grégoire[5]) behauptete jedoch im selben Jahre wohl überall Synapsis beobachtet zu haben, doch meinte er, daß, wenn dieser Vorgang des Zusammenballens ein natürlicher wäre, er doch keinen Einfluß auf die weitere Entwicklung der Kernelemente hätte. Die Konstanz in ihrem ersten Auftreten führt Grégoire zur Annahme, daß die Synapsis einen natürlichen Zustand darstelle.

Eine weitere eingehende Übersicht über die diesbezügliche Literatur hier zu geben, erscheint mir überflüssig. Neben den schon oben erwähnten seien noch genannt: Smith[6]) 1898, Miß Lyon[7]) 1898, Wiegand[8]) 1899, Duggar[9]) 1899 und 1900, Merrill[10])

---

1) H. H. Dixon, On the chromosomes of *Lilium longiflorum*. Proc. of the Roy. Irish Acad., III, 3rd Ser. No. 4, 710, 1895.

2) J. E. S. Moore, a. a. O., 435.

3) B. Lidforss, Zur Physiologie des pflanzlichen Zellkernes. Acta Reg. Soc. Physiogr. Lund, VIII, Sonderabdr., Taf. VIII, 1897.

4) L. Guignard, Le Développment du Pollen et la réduction chromatique dans le *Naias major*. Arch. d'Anat. microsc., II, 4 fasc., 460, 1899.

5) V. Grégoire, Les cinèses polliniques chez les Liliacées. La Cellule, XVI, 2. fasc. 248, 1899.

6) R. W. Smith, A contribution to the life history of the *Pontederiaceae*. Bot. Gaz. XXV, 331, 1898.

7) Florence M. Lyon, A contribution to the life history of *Euphorbia corollata*. Bot. Gaz. XXV, 442, 1898.

8) K. M. Wiegand, The development of the microsporangium and the microspores in *Convallaria* and *Potamogeton*. Bot. Gaz. XXVIII, 336 u. 347, 1899.

9) B. M. Duggar, On the development of the pollen grain and embryo-sac in *Begonia venusta*. Bull. Torrey Bot. Club, XXVI, 96, 1899. — Ders., Studies in the development in the pollen grain in *Symplocarpus foetidus* and *Peltandra undulata*. Bot. Gaz. XXIX, 82, 1900.

10) W. D. Merrill, A contribution to the life history of *Silphium*. Bot. Gaz. XXIX, 125, 1900.

1900, Rosenberg[1]) 1901, 1905, Murbeck[2]) 1901 und 1902, Ernst[3]) 1902, Juel[4]) 1903 und 1904.

Die eben erwähnten Angaben über die Synapsis lassen genügend deutlich erkennen, daß dieser Vorgang allgemein bei Monokotylen und Dikotylen verbreitet ist. Aber auch für tieferstehende Pflanzen ist ihr Bestehen bereits verschiedentlich angegeben worden. So bildet Zimmermann[5]) sie in einer Sporenmutterzelle von *Equisetum palustre* ab. Farmer[6]) konnte sie bei der Sporenbildung verschiedener Lebermoose beobachten und hält sie für einen natürlichen Zustand. Davis[7]) fand sie in den Sporenmutterzellen von *Anthoceros laevis*. Er traf sie in Material, welches auf die verschiedensten Methoden fixiert war, und hält sie ebenfalls für in der Natur bestehend. Über ihre Bedeutung konnte er noch nicht ins klare kommen. Calkins[8]) beobachtete die Synapsis bei *Pteris tremula* und *Adiantum cuneatum* und glaubt auch an ihr natürliches Bestehen. Daß sie auch bei den Gymnospermen eintritt, zeigen die Beobachtungen von Chamberlain[9]) und Miss Ferguson[10]) an den Pollenmutterzellen verschiedener *Pinus*-Arten.

---

1) O. Rosenberg, Über die Pollenbildung von *Zostera*. Meddel. från Stockholms, Högsk., Bot. Inst., 9, 1901.

2) S. Murbeck, Parthenogenetische Embryobildung in der Gattung *Alchemilla*. Lunds Univ. Årskr., XLVI, No. 2, 14, 1901. — Über die Embryologie von *Ruppia rostellata*. Konigl. Svenska, Vetenskaps-Akad., Handlingar XXXVI, No. 5, 5, 1902.

3) A. Ernst, Chromosomenreduction, Entwicklung des Embryosackes und Befruchtung bei *Paris quadrifolia* und *Trillium grandiflorum*. Flora, Ergänz.-Bd., XCI, 9, 1902.

4) H. O. Juel, Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Samenanlage von *Casuarina*. Flora, Ergänz.-Bd. XCII, 288, 1903. — Die Tetradenteilung in der Samenanlage von *Taraxacum*. Vorläufige Mitteilung, Arkiv for Bot. II, No. 4, Sonderabdr. 7, 1904.

5) A. Zimmerman, a. a. O., Fig. 38.

6) J. B. Farmer, On the spore formation and nuclear division in the *Hepaticae*. Ann. Bot. IV, 478, 481 u. 490, 1895.

7) B. M. Davis, The spore mother-cell of *Anthoceros*. Bot. Gaz. XXVIII, 97, 1899.

8) G. N. Calkins, Chromatin reduction and tetrad-formation in *Pteridophytes*. Bull. Torrey Bot. Club, XXIV, 105, 1897.

9) C. J. Chamberlain, Winter characters of certain sporangia. Bot. Gaz. XXV, 125, Pl. XI, Fig. 4, 1898.

10) Margaret C. Ferguson, Contributions to the knowledge of the life history of *Pinus*, with special reference to sporogenesis, the development of the gametophytes, and fertilization. Proc. Wash. Acad. Sci. VI, 21, 1894.

Wiegand[1]) hat beim Studium von *Convallaria* die Beobachtung gemacht, daß beim Ende der Synapsis, wenn der Chromatinfaden sich auszubreiten beginnt, verschieden große, sich wie Chromatin färbende Körner zwischen seinen Maschen liegen.

Obgleich diese Massen oder Körner immer sich vorfanden, so konnte Wiegand doch nichts Bestimmtes über ihren Ursprung und ihre Bestimmung erfahren. Er vermutete, daß es wohl Teilstücke des Nukleolus wären, welcher durch die Reagentien alteriert worden sei. Seine Beschreibung und Figuren lassen die Annahme zu, daß er die „Zygosomen" vor sich hatte, welche Strasburger letzthin beschrieb, und die in dieser Arbeit als Prochromosomen bezeichnet worden sind.

Nach dem Gesagten sind wir zu dem Schluß berechtigt, daß der Vorgang der Synapsis bei den Pteridophyten und Spermatophyten in manchen Entwicklungsstadien der Mikro- und Makrosporenmutterzellen weit verbreitet ist. Obgleich bis vor kurzem ihre Deutung nicht gelang, betrachteten doch die meisten Cytologen dieses Stadium als ein natürliches und nicht künstlich hervorgerufenes.

Montgomerys[2]) Ansicht, die mit der vieler Zoologen[3])[4]) in Einklang steht, geht dahin, daß die numerische Reduktion der Chromosomen durch eine Vereinigung von je zwei Chromosomen, deren eines von der Mutter, deren anderes vom Vater stammt, erreicht wird. Er gibt diesem Gedanken Ausdruck, indem er sagt, daß die Bildung dieser Chromosomen nicht durch eine der Reifungsteilungen bewirkt wird, sondern durch die Vereinigung zweier univalenter Chromosomen an ihren Enden. Boveri[5]) fügt

---

1) K. M. Wiegand, a. a. O., 335.

2) T. H. Montgomery, The spermatogenesis of *Peripatus* (Peripatopsis) *balfouri* up to the formation of the spermatid. Zoo. Jahrb. XIV, 254 u. 299, 1901. — A study of the Chromosomes of the germ-cells of *Metazoa*. Trans. Amer. Phil. Soc. XX, 1901. — The significance of the synapsis stage of the germ-cells. Biol. Bull. II, 342, 1901. — The heterotypic maturation mitosis in Amphibia and its general significance. Biol. Bull. IV, 259 u. 267, 1903. — Some observations and considerations upon the maturation phenomena of germ-cells. Biol. Bull. VI, 137, 141 u. 148, 1904.

3) W. S. Sutton, On the morphology of the chromosome group in *Brachystola magna*. Biol. Bull. IV, 30 u. 34, 1902. — The chromosomes in heredity. Biol. Bull. IV, 231 ff., 1903.

4) Th. Boveri, a. a. O., 74.

5) Th. Boveri, a. a. O., 74.

hinzu: „sollte das Synapsisstadium irgendwo fehlen und einfach aus einem typischen Gerüst oder kontinuierlichen Spiremfaden sich die Copulae differenzieren, so dürfte daraus zu schließen sein, daß alle Chromosomen dieses Organismus essentiell gleichwertig sind und sich ganz beliebig paaren können".

Cannon[1]) glaubt, daß die Chromosomen durch Konjugation zweier univalenter Chromosomen in der Synapsis gebildet werden, weil so eine leichtere Erklärung der Mendelschen Gesetze ermöglicht sei. Die Ansicht von Farmer und Moore lautet, daß die Synapsis eine besondere in den Entwicklungsgang des Organismus eingeschaltete Phase sei, in welcher die Chromosomen gepaart werden.

Strasburger[2]) schließt aus seinen Beobachtungen, daß die Synapsis allgemein den Zellen zukomme, deren Kerne eine heterotypiscbe Teilung eingingen. Er hält dieses Stadium für die wichtigste Etappe in dem heterotypischen Teilungsvorgang. Er glaubt nicht, wie die Zoologen, daß die einzelnen, bereits individuellen Chromosomen sich einander nähern und bei der Synapsis vereinigen, vielmehr daß sich die Chromatinkörner der einzelnen der einander entsprechenden Chromosomen an bestimmten „Gamozentren" sammeln und dort zu „Zygosomen" vereinigen, deren Zahl der reduzierten Zahl der Chromosomen entspricht. Aus jedem „Zygosom" werden zwei Chromosomen gebildet, von welchen der Knäuel ausgesponnen wird.

Bei verschiedenen Spezies von *Alchimilla* fand Strasburger[3]) ebenfalls die Gamosomenpaare vor, welche er für andere Pflanzen in der eben angeführten Arbeit angegeben hatte.

Bei der Besprechung der Ergebnisse einer damals noch nicht veröffentlichten Untersuchung von Berghs, die sich mit dem Studium der an die Synapsis anschließenden Vorgänge befaßte, gibt Grégoire[4]) an, daß die chromatischen Elemente auf einer Seite der Kernhöhle angesammelt sind, von dort jedoch eine gewisse Zahl von Fäden in den freien Kernraum hinein verlaufen

1) W. A. Cannon, A cytological basis for the Mendelian Laws. Bull. Torrey Bot. Club, XXIX, 660, 1902.

2) E. Strasburger, Über Reduktionsteilung, a. a. O., 604.

3) E. Strasburger, Die Apogamie der Eualchimillen und allgemeine Gesichtspunkte, die sich aus ihr ergeben. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XLI, 95, 1904.

4) V. Grégoire, La réduction numérique des chromosomes et les cinèses de maturation. La Cellule, XXI, 2 fasc. 307, 1904.

und die ganze Masse tatsächlich von Fäden aufgebaut ist. Hierauf sollen je zwei Fäden, die parallel zueinander verlaufen, zu einem Strang verschmelzen, und die Chromatinfäden dadurch doppelte Dicke erhalten.

Seit der Publikation von Grégoires Arbeit hat Berghs[1]) selbst die Ergebnisse seiner Untersuchungen an Pollenmutterzellen von *Allium fistulosum* und *Convallaria majalis* veröffentlicht. Nach Grégoire und ihm stellen die feinen Fäden die elterlichen Chromosomen vor, die sich paarweise vereinigen. Berghs und Grégoire legen besonderen Wert auf diesen Vorgang, weil sie aus ihm folgern, daß die auf ihn folgende Längsspaltung nur eine Trennung der zuvor vereinigten Fäden darstellt.

Gleichzeitig gab auch Allen[2]) an, daß bei *Lilium canadense* das Chromatin auf die sich parallel anordnenden Lininfäden verteilt wird, und diese dann paarweise verschmelzen, um einen einzigen Spiremfaden zu bilden, der sich später wieder der Länge nach spaltet. Auch er glaubt, daß die Chromomeren, welche auf dem einen Faden sich vorfinden, vom Vater, die des andern Fadens von der Mutter stammen.

Ich habe ebenfalls letzthin[3]) die Meinung vertreten, daß bei der Synapsis in den Pollen- und Embryosackmutterzellen von *Thalictrum purpurascens* zwölf Körper (Zygosomen) sich vorfinden, deren Zahl mit der reduzierten Zahl der Chromosomen übereinstimmt, und daß von diesen Zygosomen das Spirem ausgesponnen wird. Wir sehen jetzt, daß jedes Zygosom ein Prochromosomenpaar darstellt, und die Prochromosomen ihrerseits aus einer Anzahl kleinerer Elemente aufgebaut werden.

In einer soeben erschienenen Arbeit berichtet auch Rosenberg[4]) darüber, daß er an verschiedenen Pflanzen (*Listera ovata*, *Tanacetum vulgare*, *Drosera longifolia* und *Arum maculatum*)

---

1) J. Berghs, La formation des chromosomes hétérotypiques dans la sporogénèse végétale". — II. „Depuis la sporogonie jusqu'au spirème définitif dans la microsporogénèse de l'*Allium fistulosum*. La Cellule XXI, 2 fasc., 387, 1904. — III. La microsporogénèse de *Convallaria majalis*. La Cellule XXII, I fasc., 46 u. 47, 1904.

2) C. E. Allen, Chromosome reduction in *Lilium canadense*. Bot. Gaz. XXXVII, 464, 1904.

3) J. B. Overton, Über Parthenogenesis in *Thalictrum purpurascens*. Ber. der Deutsch. bot. Gesellsch. XXII, 279, 1904.

4) O. Rosenberg, Zur Kenntnis der Reduktionsteilung usw., a. a. O., 10, 13, 15, 16.

wesentlich dieselben Erscheinungen der Verschmelzung von Doppelfäden in der Synapsis wie Berghs beobachten konnte.

Das eingehende Studium der Synapsis bietet besondere Schwierigkeiten infolge der Zusammenballung der Elemente, die mit ihr verbunden ist. An günstigen Objekten kann man immerhin, unterstützt durch entsprechende Färbungen, die in Betracht kommenden Vorgänge mit verhältnismäßiger Leichtigkeit studieren. Als derartige geeignete Objekte erwiesen sich besonders *Thalictrum purpurascens* und *Calycanthus floridus* wegen der bedeutenden Größe und guten Färbbarkeit ihrer Prochromosomen während dieser Phase. Diese Pflanzen können somit wohl betreffs des Verhaltens ihrer Elemente während der Synapsis Anhaltspunkte für gleichgerichtete Untersuchungen bei anderen Pflanzen liefern.

Bei *Thalictrum purpurascens* kann man die Prochromosomen dicht zu Paaren angeordnet sehen. Besonders bei Beginn der Synapsis ist diese Anordnung sehr deutlich erkennbar, da eine Verschmelzung noch nicht stattgefunden hat (Fig. 8 Taf. VI). Das Linin erscheint in Form eines zarten, perlschnurförmigen Fadens, dessen Schlingen zum größten Teil nach einer Seite des Kerns zusammengedrängt sind, einige verlaufen jedoch noch durch die Kernhöhle und verbinden den dichten Fadenkomplex mit der gegenüberliegenden Kernwand (Fig. 10, Taf. VI). Der Kern nimmt an Größe zu und an Stelle von zwölf Prochromosomenpaaren kann man zwölf distinkte Paare von Chromatingruppen erkennen (Fig. 9, Taf. VI). Diese Gruppen sind größer als die Prochromosomenpaare. Es gelingt öfters, die Prochromosomenpaare sich in Körnchen auflösen zu sehen. Oft bleiben diese Gruppen eine Zeitlang getrennt, schließlich sind zwölf verschiedene Gruppen da. Bald beginnen diese Gruppen sich zu verlängern, und es ist deutlich zu sehen, daß eine Art von Spirem von ihnen ausgesponnen wird (Fig. 10, 11, Taf. VI). Ich möchte hierbei bemerken, daß ich bei dieser Pflanze keinen zusammenhängenden Kernfaden beobachten konnte. Man ist versucht, die auf den Fäden verteilten, getrennten Körnchen mit den Chromatinkörnchen zu identifizieren, welche in die Bildung der Prochromosomen eingehen.

Bei *Calycanthus floridus*, wo die gepaarten Prochromosomen und Lininfäden langsam in die Synapsis eintreten, kommen die Prochromosomen näher zusammen. Vor Beginn der eigentlichen Synapsis ist bereits jene Art der Gruppenbildung bei den Chro-

matinkörnchen erreicht, wie wir sie bei *Thalictrum purpurascens* erst in einem späteren Synapsisstadium fanden. Anscheinend treten in der Synapsis von *Calycanthus floridus* die chromatischen Elemente viel früher als bei *Thalictrum purpurascens* in Wechselwirkung.

Bei *Campanula grandis* können die Prochromosomenpaare sowie die Lininfäden, in welchen sie ruhen, in einem frühen Synapsisstadium schon unterschieden werden (Fig. 27, 28, Taf. VI). Beim Eintreten in die Synapsis werden die einzelnen Elemente so zusammengedrängt, daß es schwierig ist, die weiteren Vorgänge zu beobachten, doch konnte man in bestimmten Momenten während dieses Stadiums ein System äußerst zarter Fäden bemerken, welche in den freien Teil der Kernhöhle hinein sich erstreckten (Fig. 29, Taf. VI). An mehreren Stellen laufen zwei von diesen Fäden parallel miteinander, und später verschmelzen sie anscheinend zu einem dicken, gleichmäßigen Spirem. Diese Vorgänge decken sich fast mit den von Berghs bei *Allium fistulosum* und *Convallaria majalis* geschilderten. Augenscheinlich spinnen sich die Prochromosomen in der Synapsis zu zwei Spiremen aus, die sich später vereinigen, um das dickfädige Spirem zu bilden.

Wie ich es früher für *Helleborus foetidus* angab, tritt das System der feinen Fäden, wie es sich uns nach erfolgter Verteilung der chromatischen Elemente der Prochromosomen auf die parallel verlaufenden Lininfäden zeigt, in die Synapsis ein. In zarten Schnitten kann man diese Fäden deutlich parallel angeordnet und augenscheinlich in Verschmelzung begriffen sehen (Fig. 45, Taf. VI; 46, Taf. VII). Feine Fäden lassen sich auch hier beobachten, die in den freien Teil der Kernhöhle hinein verlaufen und paarig angeordnet sind. Die Vorgänge in der Synapsis stimmen also mit den von Berghs, Allen und Rosenberg geschilderten überein.

Bei *Podophyllum peltatum,* wo das Studium der vorsynaptischen Stadien mit so großen Schwierigkeiten verknüpft ist, lassen sich die Verhältnisse bei der Synapsis besonders deutlich erkennen. Aus den Figuren 56, 57, Taf. VII, kann man ersehen, daß die feinen Fäden fast überall parallel verlaufen. Wo sie auch immer sich in die freie Kernhöhle hinein erstrecken, läßt sich diese parallele Anordnung und augenscheinliche Verschmelzung in besonders überzeugender Weise beobachten (Fig. 56, 56 Taf. VII). Auch in den von so verschmolzenen Fäden gebildeten Strängen läßt sich die doppelte Zusammensetzung oft deutlich erkennen (Fig. 57, 58, Taf. VII).

Es sei bemerkt, daß bei *Calycanthus floridus* sogar in den Zygosomen die einzelnen Chromatinkörner in zwei getrennten Gruppen angeordnet bleiben (Fig. 19, 20, Taf. VI). Bei *Thalictrum purpurascens* läßt sich eine ähnliche Neigung erkennen. Es ist hier besonders deutlich, daß die Prochromosomen ihre morphologische Individualität die Synapsis hindurch behalten. Die paarige Anordnung der Prochromosomen vollzieht sich vor der Synapsis, doch die wirkliche Verschmelzung ihrer Elemente findet erst in den früheren Synapsisstadien (bei *Calycanthus*) oder während der Synapsis selbst (bei *Campanula*, vielleicht auch bei *Helleborus* und *Podophyllum*) oder in einem späteren Stadium der Synapsis (bei *Thalictrum*), also nicht zu völlig gleicher Zeit statt.

Verschmelzung der Chromatinfäden bei der Oogenese und Spermatogenese ist auch von verschiedenen Zoologen, besonders von v. Winiwarter[1]) und von A. und K. E. Schreiner[2]), angegeben worden. v. Winiwarters Angaben stimmen mit denen von Grégoire und Berghs fast gänzlich überein. Er sprach zuerst an der Hand seiner Befunde bei Säugetieren die Ansicht aus, daß während der Synapsis zwei Fäden sich nähern und vereinigen. Er verfolgte diese Dualität durch die weiteren Stadien und war der erste, der diese Vereinigung in Beziehung zur Reduktionsteilung brachte. A. und K. E. Schreiner fanden bei der Spermatogenesis von Myxine und Spinax eine Verschmelzung mit nachfolgender Längsspaltung des Spirems, einen Prozeß demnach, der im wesentlichen mit dem vorher von v. Winiwarter übereinstimmt und der in gleicher Weise von Grégoire, Berghs, Allen und Rosenberg geschildert wurde. Vergleichen wir die von Botanikern und Zoologen gezeitigten Ergebnisse, so finden wir als allgemeine Annahme, daß eine Verschmelzung des Chromatins eintritt, auf die eine Reduktion folgt, und zwar vollziehen sich diese Vorgänge entweder vor oder bei oder nach der Synapsis.

---

1) H. von Winiwarter, Recherches sur l'ovogénèse et l'organogénèse de l'ovaire des mammifères (lapin et homme). Arch. de Biol. XVII, 90, 91 u. 104, Taf. VI, Fig. 27—33, 1900.

2) A. u. K. E. Schreiner, Die Reifungsteilungen bei den Wirbeltieren. Ein Beitrag zur Frage nach der Chromatinreduktion. Anat. Anz. XXIV, 563, 1904.

VI. Die Verteilung des Spirems.

Während diese klar zutage tretende Verschmelzung und die oben beschriebene Anordnung des Chromatins in der Synapsis sich vollzieht, wird die Zusammenballung der Elemente sehr dicht. Nach und nach tritt dann das junge Spirem hervor. Die Auflockerung der zusammengeballten Elemente geht immer weiter, bis das ganze Spirem mehr oder weniger als zusammenhängender, doppelter, mit zahlreichen Chromatinkörnern besetzter Faden zu erkennen ist. An diesem Punkt erst begannen die meisten Kernteilungsstudien und so wurde das wichtigste Stadium übersehen.

Grégoire[1]) und Berghs[2]) geben an, daß der als erste Längsspaltung bezeichnete Vorgang in der heterotypischen Teilung sich prinzipiell von der Längsspaltung somatischer Chromosomen unterscheidet; denn bei letzterer bleiben die beiden Längshälften aneinander liegen, während bei der ersteren die beiden Bestandteile alsbald mehr oder weniger weit auseinander spreizen.

Bei *Campanula grandis*, *Helleborus foetidus* und *Podophyllum peltatum* erscheinen, sobald das junge Spirem sich in die Kernhöhle hinein auszubreiten beginnt, mehr oder weniger regelmäßig angeordnete Schlingen (Fig. 46, 57, 58, Taf. VII). Diese zeigen sich öfters mit der Kernmembran durch feine, perlschnurförmige Lininfäden verbunden, welche ihnen vielleicht zur Entfaltung helfen. Diese Lininfäden sind zweifellos dieselben wie jene, welche von dem Synapsisklumpen zur Kernperipherie hin verlaufen. Nach und nach breiten sich die Schlingen in der Kernhöhle aus, wobei ihre Längshälften weniger deutlich werden (Fig. 46, 57, 58, Taf. VII). In vielen Fällen lehrte der Augenschein, daß die Spaltungsebene durch dieselbe Linie dargestellt wurde, durch welche sich die Vereinigung in der Synapsis markierte.

Bei *Helleborus* findet man die beiden Komponenten der Fäden stets vereint (Fig. 46, 47, Taf. VI); das gilt auch für *Podophyllum peltatum*, das aber an einzelnen Stellen Trennungen zeigt und so deutlich den Aufbau des Knäuels aus zwei distinkten Fäden zeigt

1) V. Grégoire, La réduction numérique usw., 307.

2) J. Berghs, La formation des chromosomes hétérotypiques dans la sporogénèse végétale. — II. Depuis la sporogonie usw., a. a. O. — III. La microsporogenèse usw., a. a. O.



(Fig. 59, Taf. VII). Bei *Campanula grandis* ist das Spirem sehr dünn, wenn die Schlingen entstehen, trotzdem ist gerade hier ihre doppelte Zusammensetzung deutlich und es sind die dünnen Komponenten an bestimmten Stellen getrennt zu sehen (Fig. 30, Taf. VI). Nach dem Studium dieser Pflanzen erscheint es mir gewiß, daß die dicken Fäden dieser Entwickelungsstadien einer Verschmelzung zweier paralleler, mehr oder weniger distinkt bleibender Fäden ihre Entstehung verdanken, daß ferner ihre Hälften tatsächlich die zwei Fäden des vorsynaptischen oder synaptischen Stadiums repräsentieren, die sich mehr oder wenig innig vereinigt haben.

Die Chromatinscheiben oder Chromomeren des Spirems sind bei einigen Pflanzen ziemlich deutlich, bei andern dagegen nicht. Bei *Helleborus foetidus* und *Campanula grandis* sind sie ziemlich undeutlich. Nichtsdestoweniger ist in diesen Pflanzen das Spirem seiner ganzen Länge nach in die Hälften getrennt, die umeinander gedreht oder weit voneinander getrennt sein können (Fig. 30, Taf. VI, Fig. 47, Taf. VII). Die Figuren 59 und 60, Taf. VII, zeigen das typische Spirem von *Podophyllum peltatum*. Seine Hälften können dicht umeinander gedreht erscheinen, an einzelnen Punkten wieder voneinander entfernt sein.

VII. Die Segmentation des Spirems und die Bildung der Chromosomen.

Obgleich die Entwicklungsgeschichte der Chromosomen besonders zur Untersuchung wegen ihrer Bedeutung verlockt hat, so ist bis jetzt doch eine Verständigung darüber, wie das Spirem in die Hälfte der somatischen Chromosomenzahl zerfällt, nicht erreicht worden.

Im besonderen stellten Farmer und Moore[1]) neuerdings in ihrer vorläufigen Mitteilung wieder die Behauptung auf, daß die Bilder, die von Grégoire, Guignard, Strasburger als ein Produkt der ersten Längsspaltung angesehen worden seien, einem Faltungsvorgang ihre Entstehung verdanken. Im Spirem erfolge zwar eine Längsspaltung, die Längshälften würden auch getrennt, doch dann parallel gestellt und wieder vereinigt. Der sich zusammenziehende Faden bilde Schlingen, deren Schenkel sich an-

1) J. B. Farmer and J. E. S. Moore, a. a. O., 105, 106.

einander legen. Diese habe man für das Produkt einer Längsspaltung der Chromosomen gehalten. Durch die Trennung der Schlingen käme die reduzierte Zahl der Chromosomen heraus. Gregory[1]) bestätigt die Angaben von Farmer und Moore durch seine Untersuchung über die Reduktionsteilung bei Farnen.

Diese Veröffentlichungen haben die Wiederaufnahme der Studien über die heterotypische Kernteilung im Bonner Institut mit bestimmt, schien es doch zunächst, als wenn sie in der von Strasburger[2]) untersuchten *Galtonia* eine Stütze finden sollten.

Obgleich *Thalictrum purpurascens* und *Calycanthus floridus* das vorsynaptische Stadium wegen der bedeutenden Größe der in Betracht kommenden Elemente und der relativ lockeren Zusammenballung mit besonderer Klarheit aufweisen, so sind die Chromosomen in den nachsynaptischen Phasen sehr klein und weniger geeignet, über schwierige Verhältnisse uns aufzuklären, ich habe mich daher auf ihre Untersuchung nicht weiter verlegt. Die Chromosomen von *Podophyllum peltatum* sind hingegen annähernd eben so groß wie die vieler Monokotylen und liefern so ein vorzügliches Objekt für das Studium der Reduktionsteilung. Die einzelnen Vorgänge ließen sich bis in die Einzelheiten hinein verfolgen. Das Spirem erlangt bedeutende Dicke, und die beiden Längshälften der Fäden zeigen sich umeinander gedreht, so wie es schon von Mottier[3]) beobachtet worden ist. In Fig. 59, 60, 61, Taf. VII, ist zu sehen, wie der dicker gewordene Kernfaden sich durch die Kernhöhle windet und an bestimmten Stellen Schlingen bildet. Diese Schlingen sind anfangs sehr unregelmäßig und beliebig im Kern verteilt. Die Schlingen werden quer durchbrochen und die gedrehten Teile strahlen nun von einem gemeinsamen Zentrum aus. Die Zahl dieser gedrehten Stränge ist gewöhnlich acht, entsprechend der reduzierten Chromosomenzahl. Solche Bilder weisen eine außerordentliche Ähnlichkeit mit dem von Allen für *Lilium* geschilderten auf.

Die acht langen, gedrehten Chromosomenpaare trennen sich und bleiben oft eine Zeitlang an dem Nukleolus haften, der immer in dem Mittelpunkt der Strahlung liegt (Fig. 62, Taf. VII).

---

1) R. P. Gregory, Spore formation in leptosporangiate Ferns. Ann. of Bot. XVIII, 445, 1904.

2) E. Strasburger, Über Reduktionsteilung. Sitzber. d. preuß. Akad. d. Wiss. 592, 1904.

3) D. M. Mottier, a. a. O., 174; Taf. IV, Fig. 28.

VIII. Die Diakinese.

Wir werden die Phasen von der Segmentierung des Knäuels in die reduzierte Zahl von Chromosomen bis zum Verschwinden der Kernmembran und zur Anordnung der Chromosomen in der Kernplatte, wie es Haecker[1]) seinerzeit vorschlug, als „Diakinese" bezeichnen. Diese Phase ist für die heterotypische Teilung charakteristisch.

Mottier[2]) gibt in seiner Beschreibung der Chromosomen in der Diakinese von *Podophyllum peltatum* an, daß die Chromosomen, sobald sie sich aus dem Spirem heraussondern, „ihre Zusammensetzung aus Tochterchromosomen leicht erkennen lassen". Die Chromosomen bilden entweder Ringe oder Ellipsen, welche unter Umständen zusammenklappen können. Mottier glaubt, daß diese Ringe oder Ellipsen einer Verschmelzung der Enden der Tochterchromosomen ihre Entstehung verdanken. In der Regel treten an den Verschmelzungsstellen Klumpen oder Anschwellungen auf.

Strasburger[3]) fand bei seinen Untersuchungen bei *Podophyllum peltatum*, daß die Chromosomen in der frühen Diakinese genau mit denen von *Lilium* übereinstimmten. Er beschreibt die langen, gedrehten Chromosomen und gibt Abbildungen von ihnen. Jedes Tochtersegment wird kürzer und dicker. Er bemerkt, daß in den Bildern mehr oder weniger spreizende Stäbchenpaare vorherrschen. Ringförmige Figuren treten jedoch nicht oft auf. Strasburger hielt die zwischen den Tochterchromosomen sich vorfindende Trennungslinie für den Ausdruck der ersten Längsspaltung. Jetzt wissen wir, daß sie die Grenze bedeutet, an der die beiden univalenten Chromosomen vereinigt waren.

Meine eigenen Resultate und Figuren, welche sich auf die Form der Chromosomen beziehen, stimmen mit denen von Strasburger überein. Sehr selten konnte ich Ringe oder Ellipsen finden. Wenn die Schlingen sich voneinander trennten, waren sie umeinander gedreht, wobei die Enden immer frei blieben; doch konnten in der frühen Diakinese die Enden zusammengeklappt bleiben. Diese langen, gedrehten Schlingen wurden kürzer und dicker, und

1) V. Haecker, Über weitere Übereinstimmungen zwischen den Fortpflanzungsvorgängen der Tiere und Pflanzen. Biolog. Centralbl. XVII, 701, 1897.

2) D. M. Mottier, a. a. O., 188.

3) E. Strasburger, Über Reduktionsteilung, Spindelbildung usw., 54, Taf. III, Fig. 105—117.

ihre zwei Komponenten, die univalenten Chromosomen, trennten sich mehr oder weniger vollständig (Fig. 63, 64, Taf. VII). Die beiden univalenten Chromosomen konnten sich auch kreuzen und so X-förmige Figuren bilden. In der späten Diakinese lagen die Chromosomen dicht an der Kernwand.

Auch *Helleborus foetidus* zeigt für die Dikotylen verhältnismäßig große Kerne; die Schilderung der bei dieser Pflanze obwaltenden Verhältnisse mag deshalb hier folgen.

Sobald der Kernfaden nach seiner Ausbreitung in der Kernhöhlung begonnen hat kürzer und dicker zu werden, lassen sich seine Längshälften weniger gut unterscheiden. Sie liegen dicht aneinander und scheinen oft verschmolzen zu sein, obgleich in günstigen Präparaten man sie doch sogar zur Zeit, wo das Spirem in die reduzierte Zahl von Chromosomen zerfällt, zu unterscheiden vermag (Fig. 47, 48, 49*d*, Taf. VII). Dieses Verhalten war schon von Mottier[1]) bei dieser Pflanze auf entsprechenden Stadien bemerkt worden.

Von den Seiten des dicker gewordenen Kernfadens sieht man feine Fäden ausgehen, die nach anderen Teilen des Spirems verlaufen (Fig. 47, 48, Taf. VII). Die Fäden erhalten dadurch eine zackige Oberfläche. Wohl infolge einer Zusammenziehung wird der Spiremfaden in Segmente zerlegt, welche sich ebenfalls durch je einen feinen Faden untereinander verbunden zeigen. Die in der reduzierten Zahl von zwölf sich heraussondernden Chromosomen bilden mehr oder weniger gekrümmte, U-förmige Körper, deren Verteilung in der Kernhöhle in gewissem Maße von dem Verlauf der Windungen des Spirems abhängt (Fig. 48, Taf. VII).

Wie bei *Podophyllum*, so können auch hier die parallel verlaufenden Teile des noch unsegmentierten Spirems umeinander gedreht erscheinen. Werden diese Drehungen weiter fortgeführt, so entsteht derselbe Zustand, den wir dort schon in den von einem Zentrum ausstrahlenden Schlingen vor uns hatten. Wenn die Drehung der Spiremteile nicht vor der Segmentation vor sich geht, fällt auch die zentrale Anordnung nicht auf. Aus dem Gesagten ergibt sich, daß die Segmentierung des Spirems sehr ähnlich der von Strasburger[2]) beschriebenen verläuft, ausgenommen, daß die beiden univalenten Chromosomen oft umeinander gedreht sind, bevor das

---

1) D. M. Mottier, a. a. O., 174.

2) E. Strasburger, Über Reduktionsteilung, 593.

Spirem in seine Segmente zerfällt. Mottier[1]) hat schon bemerkt, daß die Chromosomen von *Helleborus foetidus* in der Form vollkommen denen von *Podophyllum peltatum* entsprechen, daß jedoch *Helleborus* nicht annähernd so günstig zur Untersuchung ist. Bei Beginn der Diakinese stellen die Chromosomen von *Helleborus* entweder offene oder gedrehte U-förmige Körper dar. Oft zeigen sie ihr eines Ende offen, das andere geschlossen (Fig. 49 a, b, c, d, e, f, Taf. VI)[2]). Weiterhin werden die Schenkel des U dicker, kürzer und strecken sich, wobei die Drehung verschwindet. Dabei werden sie oft voneinander getrennt. Die univalenten Chromosomen können an einem oder beiden Enden verbunden bleiben und so V-, O-, X- oder II-förmige Figuren bilden (Fig. 50 a, b, c, d, e, f, Taf. VII). So werden die Chromosomenpaare an der Kernwandung verteilt, wobei die beiden univalenten Chromosomen jedes Paares durch feine Fäden vereint bleiben, und solche Fäden auch die verschiedenen Paare vereinigen.

Es bleibt noch übrig, auf *Campanula grandis* einzugehen. Diese Pflanze zeigte sich besonders geeignet für das Studium der Diakinese, da ihre Chromosomen im Verhältnis zu dem Umfang des Kerns auffallend groß sind. Die Vorgänge während der Prophase stimmen mit den für *Podophyllum* angegebenen so überein, daß wir unsere Beschreibung hier auf wenige Bemerkungen einschränken können. Betrachten wir die Figuren 31 bis 37, Taf. VI, so können wir uns auf einmal eine Vorstellung vom ganzen Prozeß der Chromosomenbildung und -Entwicklung machen. Das ziemlich dünne, aus Doppelfäden gebildete Spirem verläuft in unregelmäßigen Windungen durch die Kernhöhle. Seine parallelen Teile drehen sich oft umeinander, sie zerfallen weiterhin in acht lange, schlanke Doppelchromosomen, die sich dann kontrahieren und dicker werden und unregelmäßig an der Kernwand zerstreut liegen. Diese Vorgänge decken sich in auffälligster Weise mit jenen von *Lilium*. Die beiden Chromosomen jedes Paares können weit voneinander entfernt werden (Fig. 36, 37 b, Taf. VI).

In diesem Stadium sind die beiden univalenten Chromosomen meist so zueinander orientiert, daß sie offene Ringe oder Schleifen bilden, deren mittlere Partie nach außen gebogen sind, und deren entgegengesetzt liegende Enden zusammenhängen. In der späten

1) D. M. Mottier, a. a. O., 189.

2) Vgl. auch E. Strasburger, Über Reduktionsteilung, Spindelbildung usw., 58.

Diakinese, kurz vor der Einordnung der Segment ein die Kernplatte, erscheint als typische Form der Chromosomen die zweier paralleler Stäbchen, deren Elemente mehr oder weniger dicht aneinander liegen (Fig. 37 f, g, h, Taf. VII).

IX. Die Anaphasen und Telophasen der ersten Teilung.

Wie wir gesehen haben, stellen die Chromosomen von *Podophyllum*, *Helleborus* und *Campanula* in der Diakinese bivalente Chromosomenpaare dar.

Was zunächst *Podophyllum peltatum* anbetrifft, so hat Strasburger die mannigfaltigen Formen, welche die beiden Chromosomen jedes Paares während der Metaphase miteinander annehmen können, genau geschildert[1]). Die Spindelfasern setzen bei den ringförmigen Paaren in der Mitte an. Wenn die Fäden sich verkürzen, entstehen, je nachdem wie die Chromosomen jedes Paares getrennt werden, verschiedene Bilder (Fig. 65 bis 68, Taf. VII).

Bei *Helleborus foetidus* stellen die zwölf Chromosomenpaare während ihrer Einordnung in die multipolare Spindel kurze, dicke, mehr oder weniger gebogene und gestreckte Gebilde dar, die an den Enden oder in der Mitte angeheftet sind. Bei ihrer Trennung weisen sie nierenförmige, bohnen-, herz- und halbmondförmige Gestalten auf. Wenn diese Chromosomen nach den Polen wandern, wird ihre Längsspaltung deutlich. Besonders gut kann man sie bei Polansichten beobachten. Mottier[2]) und Strasburger[3]) haben auch des genaueren dieses Verhalten bei *Helleborus* beschrieben.

Bei *Campanula grandis* bilden die Chromosomen jedes Paares meist zwei parallele, gerade oder gekrümmte Stäbchen mit zusammengeklappten Schenkeln. Sie werden mit dem einen Ende oder in der Mitte an der Spindel befestigt. Wenn sie durch die Zugfasern voneinander getrennt werden, nehmen sie die Form offener Ellipsen an (Fig. 38, Taf. VI). Dann werden die univalenten Chromosomen nach den Polen auseinander gezogen, sie erfahren dabei oft eine Geradstreckung. Wenn die Chromosomen sich den Polen nähern, werden ihre beiden Längshälften sichtbar. Auch hier bietet eine Polansicht die günstigsten Bedingungen zur Beobachtung der Segmente.

1) E. Strasburger, Über Reduktionsteilung, Spindelbildung usw., 55.

2) D. M. Mottier, Beiträge z. Kenntnis usw.", 189. Über das Verhalten usw., 143.

3) E. Strasburger, a. a. O., 58.

Es ist klar, daß die verschiedenen Bilder, welche die bisher studierten Pflanzen der Untersuchung darboten, mehr als eine Auslegung zuließen, und es ist nicht überraschend, daß so viele verschiedene und entgegengesetzte Ansichten darüber veröffentlicht wurden. Ich selbst gelangte auf Grund möglichst zusammenhängender Serienreihen und des Studiums sowohl dicker wie dünner Schnitte zu der Überzeugung, daß das Spirem durch Verschmelzung zweier univalenter Fäden charakterisiert wird, daß diese sich wieder trennen, während der Knäuel seine Windungen in der Kernhöhle ausbreitet, daß diese parallelen Fäden sich oft vor der Segmentierung des Spirems umeinander drehen, daß die Segmentierung die reduzierte Zahl der Chromosomenpaare ergibt, daß jedes so gebildete, bivalente Chromosom früher oder später in zwei Längshälften sich trennt und so zwei univalente Schwesterchromosomen bildet, und daß bei der ersten Teilung einfach diese univalenten Tochterchromosomen auf die Tochterkerne verteilt werden. Eine Längsspaltung jedes univalenten Chromosoms wird während der Anaphase meist deutlich sichtbar. Aus diesen Resultaten ergibt sich das Vorhandensein einer wirklichen Reduktionsteilung bei der ersten Mitose in den Pollenmutterzellen der untersuchten Pflanzen, da bei dieser Teilung ganze Chromosomen voneinander getrennt werden.

Ich habe meine Untersuchung nicht auf das Studium der Entwicklung der Spindel ausgedehnt. Es sei nur bemerkt, daß sie mehrpolig angelegt und nach und nach zweipolig wird.

X. Die zweite Teilung.

Ishikawa[1]), Belajeff[2]), Atkinson[3]) und Miss Ferguson[4]) nahmen eine Reduktionsteilung während der zweiten Mitose an, während alle anderen botanischen Cytologen entweder die erste für eine Reduktionsteilung halten, oder überhaupt in keiner der beiden Mitosen eine Reduktionsteilung sehen wollen.

1) M. Ishikawa, Die Entwickelung der Pollenkörner von *Allium fistulosum;* ein Beitrag zur Chromosomenreduktion im Pflanzenreich. Journ. of the College of Science, Imper. Univ. Tokio, X, Pt. II, 219, 1897.

2) W. Belajeff, Über die Reduktionsteilung des Pflanzenkernes (vorläufige Mitteilung). Ber. der Deutsch. bot. Gesellsch. XVI, 33, 1898.

3) G. T. Atkinson, Studies on reduction in plants. Bot. Gaz. XXVIII, 18, 1899.

4) Margaret Ferguson, a. a. O., 34.

Ich dehnte meine Beobachtungen auch auf diesen Teilungsschritt aus. Da lieferte wieder *Podophyllum* das geeignete Untersuchungsmaterial.

In der Metaphase der ersten Teilung zeigen die auseinander weichenden, univalenten Chromosomen sehr oft in deutlichster Weise eine Längsspaltung. Auf dem Wege nach den Polen nimmt das univalente Chromosom die Form eines U oder V an. Diese sind immer doppelt. Jede Längshälfte trennt sich auf der Wanderung nach den Polen an dem offenen Ende des U von seiner Schwester, bleibt aber an der Krümmungsstelle mit ihr verbunden und dort gemeinsam mit ihr an der Spindel befestigt. So entstehen Figuren, wie sie die Abbildungen 68, 69, 71, Taf. VII, zeigen. Eingehendes Studium lehrt, daß die Trennungsfläche dieser Schwesterchromosomen der Spaltungsfläche entspricht, welche die univalenten Chromosomen oft schon während der Prophasen der ersten Teilung erkennen lassen. In der Nähe der Pole nähern sich die Chromosomenpaare und drängen sich sehr dicht aneinander. In günstigen Schnitten lassen sich die einzelnen Chromosomen am besten in Polansicht erkennen. So gelang es mir, die Anordnung dieser Chromosomen zum Tochterspirem mit Deutlichkeit zu beobachten. Bei Polansichten kann man die U und V ziemlich gleichmäßig mit ihren Umbiegungsstellen nach dem Pol zu gruppiert sehen (Fig. 70, 71, Taf. VII). Jedes Chromosom weist die beiden äquatorial gelegenen Enden weit auseinander gespreizt auf, die polar gerichteten Enden liegen in dichtem Kontakt. Dann wird die Kernmembran gebildet, auf welche die äußeren Enden stoßen, oder der sie dicht anliegen. Gewöhnlich sind auf diesem Stadium die Chromosomen dick, bald aber verlängern sie sich und werden etwas körnig und netzig. Sie zeigen sich nach allen Richtungen durch feine Fäden verbunden (Fig. 72, 73, Taf. VII). Die Schwesterchromosomen werden getrennt oder bleiben an einem Ende verbunden; es vereinigen sich dann die Enden der U und V, um das Tochterspirem zu bilden (Fig. 73, Taf. VII). Grégoire[1]) glaubt, daß das so gebildete Spirem nur ein Pseudospirem sei, während Mottier[2]) für die Bildung eines echten Spirems eintritt. Mag dem nun sein, wie es will, die Chromosomen werden stark wabig, behalten aber ihre Individualität. Es war mir in keinem

1) V. Grégoire, Les cinèses polliniques usw., 271.

2) D. M. Mottier, The behavior of the Chromosomes usw., 269.

Falle möglich, ein Doppelspirem im Tochterkern zu finden. Es ist einfach und von mehr oder weniger unregelmäßiger Struktur (Fig. 74, 75, Taf. VII). Guignard[1]) und Grégoire[2]) stellen positiv fest, daß die Tochterchromosomen ihre Selbständigkeit bei der Ausbildung des Spirems behalten, während Mottier[3]) zu der Annahme neigt, daß dies nicht der Fall ist.

Meine Untersuchungen an *Podophyllum peltatum* führten mich zu der Überzeugung, daß die Spiremschlingen die Enkelchromosomen darstellen. Sie scheinen, obgleich sie beträchtlich retikuliert werden, nicht ihre Identität zu verlieren. Obgleich diese Retikulation eintritt, und jedes Chromosom unregelmäßige Form erhält, ist es keineswegs schwer, jedes Chromosom in dem Gesamtnetz zu erkennen. Das unregelmäßige Spirem wird allmählich regelmäßiger; dann, wenn die multipolare Spindel angelegt ist, erscheinen die Tochterchromosomen wieder, jedes von dem anderen getrennt oder an einem Ende noch mit ihm verbunden. Oft sind die aus dem Spirem sich sondernden Tochterchromosomen V-förmig gestaltet und mit je einem Schenkel verbunden, wobei ihre Krümmung eine entgegengesetzte ist (^V). Die Chromosomen werden zu Paaren in die Kernplatte eingereiht; sie liegen einander mehr oder weniger an. Daß diese Hälften dieselben wie die sind, welche in der Anaphase und Telophase der ersten Teilung beobachtet wurden, steht nach Betrachtung aller der dazwischenliegenden Stadien außer Zweifel (Fig. 77, 78, Taf. VII). Die Chromosomen sind hier kurz und dick, entweder an einem Ende oder an der Biegungsstelle an den Spindelfasern befestigt. Die Tochterchromosomen zeigen deshalb bei ihrer Trennung die Gestalt von Stäbchen, Haken, V oder U, wenn sie nach den Polen wandern (Fig. 79, Taf. VII).

Meine Ergebnisse über diesen zweiten Teilungsschritt in den Pollenmutterzellen decken sich somit mit denen von Strasburger[4]), Guignard[5]) und Grégoire[6]), wonach die Chromosomenpaare der zweiten Teilung aus zwei Chromosomen aufgebaut sind, die genau den Tochterchromosomen, welche die V und U der ersten Teilung bilden, entsprechen.

1) L. Guignard, Le développment du pollen et la réduction chromatique dans le *Naias major*. Arch. d'anat. microscopique, II, 4fasc. 467 u. 505, 1899.

2) V. Grégoire, Les cinèses pollinique usw., 270, 271 u. 273.

3) D. M. Mottier, The behavoir of the chromosomes usw., 257 u. 269.

4) E. Strasburger, a. a. O., 25.

5) L. Guignard, a. a. O., 467.

6) V. Grégoire, Les cinéses polliniques usw., 275.

Die zweite Teilung in den Pflanzen, die ich untersuchte, ist keine Reduktionsteilung. Diese Teilung trennt nur die Tochterchromosomen, welche durch die einzige wirkliche Längsspaltung schon vor der Reduktionsteilung in der ersten Mitose gebildet wurden.

Zusammenfassung.

1. Die Chromosomen der Urmutterzelle bleiben in der Pollenmutterzelle als „Prochromosomen" kenntlich. Sie bilden dichtere Stellen im Netzwerk, an welchen mehr oder weniger zahlreiche Chromatinkörnchen angesammelt sind.

2. Diese Prochromosomen zeigen sich parallel zueinander in Paaren angeordnet. Die Glieder der verschiedenen Paare hängen durch Lininfäden zusammen, welche auch parallel verlaufen, wodurch ein zusammenhängendes oder nicht zusammenhängendes Spirem entsteht.

3. Die Zahl der Prochromosomen gleicht jener der Chromosomen in somatischen Kernen.

4. Der Vorgang der Synapsis, der als eine normale Erscheinung aufzufassen ist, beruht auf der paarweisen Annäherung homologer Kernteile und einer daraus sich ergebenden „Pseudoreduktion".

5. In der Synapsis treten allem Anschein nach die elterlichen Chromosomen in Wechselbeziehung, doch behalten sie ihre Identität.

6. In bestimmten Pflanzen wird hierauf ein postsynaptisches zusammenhängendes, doppeltes Spirem gebildet, das den präsynaptischen Spiremen entspricht.

7. Das postsynaptische Spirem nimmt dann oft die Form von Schlingen an, deren Schenkel umeinander gedreht sein können. Jede Schlinge repräsentiert ein bivalentes Chromosom, in dem die univalenten Chromosomen aneinander gefügt sind. Diese Doppelchromosomen bilden die charakteristischen Figuren der Diakinese.

8. Die erste postsynaptische Teilung ist eine Reduktions- oder Differentialteilung, durch welche die ganzen univalenten Chromosomen, die in der Synapsis zur Vereinigung kamen, getrennt werden.

9. Die zweite postsynaptische Teilung ist eine Aquationsteilung, bei der je eine Längshälfte jedes univalenten Chromosoms auf die Enkelkerne verteilt wird.

10. Die Chromosomen behalten ihre Identität durch die verschiedenen Stadien der Teilung hindurch.

11. Es ist sehr wahrscheinlich, daß eine Hälfte der präsynaptischen Chromosomen väterlichen und die andere mütterlichen Ursprunges ist, und daß in der Synapsis väterliche und mütterliche Elemente vereinigt werden.

Figuren-Erklärung.

(Vergrößerung aller Figuren 1470 mal.)

Tafel VI.

Fig. 1—14: *Thalictrum purpurascens.*

Fig. 1—4: Somatische Kerne mit „Pseudonukleolen".

Fig. 1. Eine Zelle aus der Sproßspitze. Der Kern zeigt 24 distinkte Pseudonukleolen.

Fig. 2. Kern einer Haarzelle eines jungen Blattes.

Fig. 3. Vegetative Zelle aus der Wand einer jungen Anthere.

Fig. 4. Zelle aus der Wurzelspitze.

Fig. 5—14. Pollenmutterzellen.

Fig. 5, 6, 7. Präsynaptische Kerne mit paarweise angeordneten Prochromosomen.

Fig. 8. Frühe Synapsis. Die Prochromosomen noch zu Paaren angeordnet.

Fig. 9. Synapsis. Jedes Prochromosom in seine Elemente zerfallen. Stadium des Gamosomenaustauschs.

Fig. 10. Spätere Synapsis. Die Prochromosomen sind noch vom Linin zu unterscheiden.

Fig. 11. Sehr späte Synapsis. Die Prochromosomen etwas länger geworden, doch noch mehr oder weniger distinkte Körper.

Fig. 12. Frühe Diakinese. Die Prochromosomenpaare noch deutlich erkennbar, obgleich die einzelnen Partien jedes Paares schon miteinander verschmolzen sind. Kein zusammenhängendes Spirem.

Fig. 13. Spätere Diakinese. Die Prochromosomen oder Chromosomen sind wieder deutlich zu unterscheiden, verbunden durch feine Lininfäden. Es wurde kein zusammenhängender Kernfaden gebildet.

Fig. 14. Erste Teilung der Pollenmutterzelle.

Fig. 15—24: *Calycanthus floridus.*

Fig. 15. Junge Mutterzelle, in der das Chromatin und Linin parallele Anordnung aufweist. Jedes Prochromosom ist durch eine Gruppe von Chromatinkörnchen repräsentiert.

Fig. 16. Etwas späteres Stadium, in dem die Prochromosomen deutlicher erkennbar sind. Linin und Chromatin zeigt eine deutliche parallele Anordnung.

Fig. 17. Frühe Synapsis. Linin und Prochromosom schon gepaart.

Fig. 18. Frühe Synapsis. Die Prochromosomen zeigen deutlich die Elemente oder Gamosomen. Der Gamosomenaustausch scheint hier stattzufinden.

Fig. 19 u. 20. Synapsis. Prochromosomenpaare deutlich vom Linin zu unterscheiden. Die Gamosomen in den Prochromosomen verschwunden.

Fig. 21. Frühe Diakinese. Die Gamosomen etwas über die parallelen Lininfäden verteilt. Kein zusammenhängender Kernfaden.

Fig. 22. Spätere Diakinese. Beginn der Bildung definitiver Chromosomen aus den Prochromosomen. Kein zusammenhängender Chromatinfaden zu sehen.

Fig. 23. Erste Teilung der Pollenmutterzelle.

Fig. 24. Eine vegetative Zelle aus der Wand einer jungen Anthere, 24 Pseudonukleolen zeigend.

Fig. 25—38: *Campanula grandis.*

Fig. 25. Frühes Stadium der Pollenmutterzelle. Die Prochromosomen heben sich deutlich vom Linin ab und sind in parallelen Reihen angeordnet.

Fig. 26. Späteres Stadium. Die Prochromosomen liegen auf einer Seite des Kerns.

Fig. 27. Sehr frühes Synapsisstadium. Die Elemente liegen noch parallel.

Fig. 28. Späteres Stadium, in dem die Prochromosomen in die Gamosomen zu zerfallen beginnen und auf den parallelen Lininfäden verteilt werden.

Fig. 29. Synapsis, ein System von feinen, parallel verlaufenden Lininfäden zeigend, die anscheinend miteinander verschmelzen.

Fig. 30. Dickes Spirem, welches aus zwei Hälften zusammengesetzt erscheint, in der Kernhöhle verteilt.

Fig. 31. Anordnung des Spirems zu Schlingen, Beginn der Chromosomenbildung.

Fig. 32. Frühe Diakinese. Fertige Chromosomen.

Fig. 33, 34, 35, 36. Verschiedene Stadien der Diakinese, die Entwickelung und Anordnung der bivalenten Chromosomen zeigend.

Fig. 37 *a, b, c, d, e, f, g, h.* Einzelne Chromosomen in verschiedenen Stadien der Diakinese, die Form und Entwickelung der Schwesterhälften zeigend.

Fig. 38. Erste Teilung der Pollenmutterzelle.

Fig. 39—45: *Helleborus foetidus.*

Fig. 39. Junge Mutterzelle, die parallele Anordnung der Prochromosomen zeigend.

Fig. 40. Etwas späteres Stadium, dieselben Verhältnisse aufweisend.

Fig. 41. Prochromosomen-Verteilung über die Lininfäden.

Fig. 42 u. 43. Spätere Stadien in der Bildung zusammenhängender präsynaptischer Spireme.

Fig. 44. Die ganze Kernhöhle mit feinen Fäden erfüllt, in denen die Prochromosomen kaum zu erkennen sind.

Fig. 45. Synapsis. Feine, parallel verlaufende Fäden.

Tafel VII.

Fig. 46—52: *Helleborus foetidus.*

Fig. 46. Späte Synapsis. Beginn der Schlingenbildung im jungen Spirem. Im Spirem die beiden es zusammensetzenden Hälften erkennbar.

Fig. 47. Verteilung des noch doppelten Spirems.

Fig. 48. Frühe Diakinese, die langen, gekrümmten, bivalenten Chromosomen zeigend.

Fig. 49 *a, b, c, d, e, f.* Chromosomen der frühen Diakinese, die verschiedene Form und Anordnung der Chromosomen zeigend. Fig. 49 *a* zeigt die zwei Schwesterchromosomen an einem Ende fest verbunden.



Fig. 50 *a, b, c, d, e, f*. Chromosomen der späteren Diakinese, die charakteristischen Figuren zeigend.

Fig. 51. Äquatorial-Ansicht der ersten Teilung.

Fig. 52. Erste Teilung der Pollenmutterzelle.

Fig. 53—79: *Podophyllum peltatum.*

Fig. 53—71: Erste Teilung.

Fig. 53. Sehr junge Mutterzelle. Überall laufen die Fäden parallel. Die Prochromosomen können nicht deutlich unterschieden werden.

Fig. 54. Späteres Stadium. Das Chromatin ist gleichmäßiger über die parallelen Lininfäden verteilt worden.

Fig. 55. Feine, zusammenhängende Chromatinfäden, kurz vor der Synapsis gebildet.

Fig. 56. Synapsis. Zusammenballung sehr feiner, paralleler Fäden.

Fig. 57. Spätere Synapsis. Die feinen Fäden zu zwei und zwei vereinigt, doch an einzelnen Stellen getrennt sichtbar.

Fig. 58. Dickes Spirem, welches aus zwei umeinander gedrehten Hälften besteht.

Fig. 59. Dickes Spirem im Kern verteilt. Die beiden Hälften an einzelnen Stellen deutlich voneinander getrennt.

Fig. 60. Dickes gedrehtes Spirem.

Fig. 61. Schlingenbildung, durch weitere Drehungen veranlaßt.

Fig. 62. Die Schlingen zerfallen und bilden Chromosomen.

Fig. 63. Diakinese, verschiedene Formen bivalenter Chromosomen zeigend.

Fig. 64. Polansicht der Äquatorialplatte zur Zeit der Bildung der multipolaren Spindel.

Fig. 65, 66, 67. Chromosomenformen während ihrer Trennung an der Spindel der ersten Teilung.

Fig. 68 u. 69. Anaphase der ersten Teilung. Einige Chromosomen zeigen eine Längsspaltung.

Fig. 70. Sehr späte Anaphase. Die Chromosomen an den Polen zusammengedrängt.

Fig. 71. Polansicht der den Polen genäherten Chromosomen. Jedes Chromosom zeigt seine Zusammensetzung aus zwei Hälften.

Fig. 72—79: Zweite Teilung.

Fig. 72 u. 73. Anordnung der Chromosomen im Tochterkern zur Bildung des „Pseudospirems".

Fig. 74, 75, 76. Weitere Ausbildung des Tochterspirems.

Fig. 77. Bildung der Chromosomen aus dem Tochterspirem.

Fig. 78. Anordnung der Chromosomen in der Kernplatte.

Fig. 79. Kernspindel der zweiten Teilung.

Inhalt

des vorliegenden 1. Heftes, Band XLII.

Histologische Beiträge zur Vererbungsfrage

Von

Eduard Strasburger, Charles E. Allen, Kiichi Miyake
und James Bertram Overton.

Preis dieses Heftes für Abonnenten . . . 10 Mk. 25 Pfg.,
für den Einzelverkauf 12 Mk. 75 Pfg.

JAHRBÜCHER

für

wissenschaftliche Botanik

Begründet

von

Professor Dr. N. Pringsheim

herausgegeben

von

W. Pfeffer und **E. Strasburger**
Professor an der Universität Leipzig — Professor an der Universität Bonn

Zweiundvierzigster Band. Zweites Heft.
Mit 27 Textfiguren und 1 lithographierten Tafel.

Leipzig
Verlag von Gebrüder Borntraeger
1905

Alle Zusendungen für die Redaction bittet man zu richten an
Professor Pfeffer in Leipzig (Botanisches Institut), — vom 1. August bis 20. September nur an Gebrüder Borntraeger in Berlin SW. 11, Dessauerstrasse 29

Inhalt des vorliegenden Heftes.

Ausgegeben im Oktober 1905.

Die Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik erscheinen in zwanglosen Heften, von denen zumeist 4 einen Band bilden. Der Preis des Bandes beträgt für die Abonnenten ungefähr 35 Mk., sofern nicht eine ungewöhnliche Zahl von Tafeln eine Preiserhöhung notwendig macht. Beim Einzelverkauf erhöht sich der Preis um 25 Prozent.

Das Honorar beträgt 30 Mk. für den Druckbogen; jedoch werden bei umfangreicheren Abhandlungen nur 4 Bogen honoriert. Bei Dissertationen wird kein Honorar gewährt. Den Autoren werden 25 Sonderabdrücke kostenfrei geliefert. Auf Wunsch wird bei rechtzeitiger Bestellung eine größere Anzahl von Sonderabzügen hergestellt und nach folgendem Tarif berechnet:

für jedes Exemplar geheftet mit Umschlag für den Druckbogen 13 Pfg.,
für jede schwarze Tafel einfachen Formats 5 Pfg.,
für jede schwarze Doppeltafel 7,5 Pfg.

Bei farbigen Tafeln erhöhen sich obige Preise für jede Farbe um 3 Pfg.

Ein besonderer Titel auf dem Umschlag sowie Änderung der Paginierung usw. werden besonders berechnet.

Diesem Heft liegen Prospekte der Verlagsbuchhandlung **Gebrüder Borntraeger** in Berlin bei.

Über Variationen der Blüten.

Von

Georg Klebs.

Mit 27 Textfiguren und einer Tafel.

Seit den Zeiten Linnés werden die systematischen Gruppen der Phanerogamen durch Merkmale der Fortpflanzungsorgane charakterisiert. Ihr systematischer Wert beruht auf ihrer relativen Konstanz im Vergleich zu den Merkmalen der vegetativen Organe, die in der freien Natur, wie in der Kultur großen Schwankungen unterworfen sind. Um so auffallender erschien es den älteren Botanikern, daß bei einzelnen Individuen weitgehende Veränderungen im Bau der Blüten auftreten. Nachdem Goethe auf solche Mißbildungen der Blüten hingewiesen und sie für seine Metamorphosenlehre verwertet hatte, haben zahlreiche Beobachter ein überaus reiches Material an Tatsachen gesammelt. Eine der ersten zusammenfassenden Arbeiten verdankt man Moquin-Tandon (1841); sehr viel reicher ist bereits das Werk von Masters (1886), und in neuerer Zeit hat Penzig (1890—94) das riesig angeschwollene Material mit großer Sorgfalt übersichtlich zusammengestellt.

Die Frage nach den Ursachen der auffallenden Bildungsabweichungen ist oft genug behandelt worden, und man hat auch versucht, ihr auf dem Wege des Experimentes näher zu treten. Das Resultat ist noch relativ gering, wie aus der Darstellung Goebels in der Organographie (1898) hervorgeht. Indessen haben die neueren Forschungen doch zwei wesentliche Momente festgestellt (Goebel, a. a. O.).

1. Blütenabweichungen treten an einzelnen Individuen aus unbekannten Gründen auf und sind sogleich in mehr oder minder hohem Grade erblich.

Solche Blütenabweichungen haben ein wichtiges Material für die Bildung neuer Gartenformen geliefert. In sehr eingehender Weise hat de Vries diese Erscheinung verfolgt und das plötzliche

Auftreten solcher erblichen Veränderungen, der „Mutationen", den verschiedenen Grad ihrer Erblichkeit, ihre Abhängigkeit von Ernährung und Zuchtwahl experimentell untersucht (de Vries 1901—1903).

2. Blütenabweichungen treten an den Individuen infolge bestimmter äußerer Einwirkungen auf; eine Erblichkeit fehlt oder ist noch unsicher.

Den ersten sicheren Nachweis dieser Tatsache gaben die Arbeiten von Peyritsch. Er wies zuerst (1882) nach, daß durch rechtzeitige Infektion mit einer *Aphis*-Art eine Vergrünung der Blüten von *Arabis*-Arten hervorgebracht wird. Später (1888) erkannte er in gewissen *Phytoptus*-Arten noch viel wirksamere Erreger von Blütenmißbildungen. Bei zahlreichen Cruciferen, Valerianaceen, bei *Linaria* usw. beobachtete er Füllung der Blüten, Durchwachsungen und andere abnorme Erscheinungen als Folgen der Reizwirkungen jener Tiere. Peyritsch glaubte sogar, daß die meisten Bildungsabweichungen durch parasitische Organismen bewirkt werden — eine Übertreibung, die bereits von Vöchting (1898, p. 81) zurückgewiesen wurde. Auf die zahlreichen und höchst interessanten Blütenänderungen, die durch Tiere oder Pilze hervorgerufen werden und die von Mangin, Strasburger, Molliard u. a. beschrieben worden sind, kann ich hier nicht näher eingehen.

In einer älteren Arbeit (1877) hatte Peyritsch selbst die Bedeutung der Kulturbedingungen für gewisse Blütenabweichungen wie die Pelorien festgestellt. Er versetzte anscheinend normale Exemplare von *Galeobdolon luteum*, *Lamium maculatum* an einen der Sonne sehr ausgesetzten Standort und beobachtete im folgenden Jahre das Auftreten von abnormen Blüten, deren Zahl dann bei weiterer Kultur wieder abnahm; die Pflanzen kehrten allmählich zur Norm zurück. Immerhin lehren die Versuche, daß durch eine plötzliche Änderung der äußeren Lebensbedingungen gewisse Fähigkeiten zur Entfaltung kommen können.

Die Tatsache, daß durch Änderungen der Außenwelt Blütenabweichungen hervorzurufen sind, ist durch andere Forscher sicher erwiesen worden. Bei der kurzen Übersicht dieser Beobachtungen will ich die Änderungen der Farbe von denen des Blütenbaues trennen.

Änderungen der Farbe.

Eine bestimmte Blütenfarbe oder der Mangel daran, die sog. weiße Farbe, kann ein charakteristisches Merkmal der Art sein;

sogar die Färbung der ganzen vegetativen Pflanze wird vielfach zu einem konstanten Merkmal, wie zahlreiche Gartenformen zeigen (vgl. Bitter, Dichroismus und Pleochroismus als Rassencharaktere 1904).

Auf der andern Seite kann die Farbe einer bestimmten Spezies resp. Rasse künstlich verändert werden. Nachdem Senebier 1785, ausführlicher Sachs (1863 und 1865) die Ausbildung normal gefärbter Blüten bei Tulpen, *Tropaeolum* im Dunkeln nachgewiesen hatte, bewies Askenasy (1876), daß bei manchen Pflanzen durch Verdunklung eine Farbenänderung bedingt wird. Blaue Hyazinthen bilden im Dunkeln teils schwach, teils nur an einzelnen Stellen gefärbte Blüten; noch auffallender trat das fast völlige Schwinden des Farbstoffes bei *Prunella grandiflora, Silene pendula* ein.

Obwohl Askenasy (a. a. O., p. 31) sich dagegen wehrte, die beobachteten Farbenänderungen der mangelhaften Ernährung zuzuschreiben, hat er selbst die Sache sehr wahrscheinlich gemacht. Denn auch im Licht (allerdings in relativ schwachem) konnte er bei *Antirrhinum majus, Digitalis purpurea* ein mehr oder minder starkes Abblassen der roten Farbe beobachten, besonders bei den letzten Blüten, die an abgeschnittenen Trieben sich entwickelten.

Flahault (1878) bestätigte die Resultate von Sachs bei Hyazinthen, anderseits die von Askenasy an abgeschnittenen Zweigen. Er veranlaßte eine Schwächung der blauen Farbe bei *Campanula rotundifolia* durch Entfernung der Laubblätter, er bewirkte das gleiche bei *Saxifraga ornata*, die im Dunkeln wuchs, während der Blütenstand sich im Licht entwickelte. Flahault sprach sich dahin aus: „La coloration des fleurs est corrélative de l'assimilation ou de la présence de réserves nutritives."

Die Richtigkeit dieses Satzes bestätigte sich auch in den Versuchen Vöchtings (1893), der durch Schwächung der Lichtintensität blassere Farben bei *Lobelia erinus* erhielt, und ebenso in den umfassenden Versuchen Curtels (1898) mit *Nemophila, Borago, Meconopsis* usw. Entsprechend den Erfahrungen von Askenasy und Flahault konnte auch Curtel (a. a. O., p. 295) durch Entblätterung fast weiße Blüten von *Delphinium Ajacis* erhalten.

Auf Änderungen der allgemeinen Ernährungsbedingungen (Erhöhung der Chlorophylltätigkeit, der Transpiration) beruht nach Bonnier (1895) die intensivere Farbe der Alpenblumen. Eine Farbentafel gibt die deutlichen Differenzen der Färbung an, die

bei Stücken des gleichen Individuums auftreten, je nachdem sie in der Ebene oder in den Pyrenäen gewachsen sind.

Die Abhängigkeit der Färbung von der Lebenslage wird auch von de Vries (I, p. 637) betont; er erwähnt als Beispiel *Achillea millefolium rosea*, die nur in sonniger Lage schön rot blüht, im Dunkeln weiß wird. Von der gleichen Farbenvarietät (von Norwegen nach Freiburg gebracht) berichtet Hildebrand (1904, p. 471), daß sie in Freiburg heller rot blühte und daß Sämlinge teils weiße, teils rosa Blüten bildeten. Im Sommer darauf blühten alle Exemplare weiß.

Hildebrand konnte ferner den Einfluß einer Temperaturerniedrigung auf die Farbe beobachten. Die Blüten von *Ipomoea Learii* sind zuerst leuchtend dunkelrot, dann beim Abblühen bläulichrot. Bei einer niederen Temperatur im September (2° C. Morgens) waren die Blüten gleich beim Öffnen bläulichrot.

Der einzige bisher bekannte Fall, daß durch besondere chemische Einwirkungen eine Änderung der Farbe erfolgt, ist die Hortensie, die seit alten Erfahrungen der Gärtner nach Eisenzusatz statt rosa gefärbte blaue Blüten hervorbringt. Nach den Untersuchungen von Molisch (1897) wirkt außer Eisenchlorid besonders stark der Alaun, von dessen Bestandteilen der schwefelsauren Tonerde die Hauptrolle zufällt.

Änderungen der Form und Zahl.

Deutlicher als bei den vorhin erwähnten Versuchen von Peyritsch an Labiaten ergab sich der den Blütenbau ändernde Einfluß der Außenwelt bei den Versuchen Vöchtings (1893). In relativ schwachem Licht d. h. bei geschwächter Ernährung wurden die Blüten von *Mimulus Tilingii* nicht bloß kleiner, sondern änderten ihre Form, weil die Oberlippe rascher an Größe abnahm als die Unterlippe, und dann die Blumenkrone überhaupt stärker reduziert wurde als der Griffel, der infolgedessen weit hervorragte. Bei *Tropaeolum* erhielt Vöchting abnorme Blüten mit ganz reduzierten oberen Blumenblättern und relativ größeren unteren oder mit ganz verkümmerter Krone, sowohl in Versuchen mit CO_2-freier Luft im Licht als auch in solchen, in denen die Infloreszenz verdunkelt, die beblätterte Pflanze beleuchtet wurde. Durch verminderte Beleuchtung wurden auch kleistogame Blüten von *Stellaria media, Lamium amplexicaule* hervorgerufen. In einer eben veröffentlichten Arbeit hat Goebel (1904) die Bedingungen der Bildung

solcher kleistogamen Blüten bei *Impatiens parviflora* u. a. eingehend untersucht; auf verschiedenem Wege herbeigeführte ungünstige Ernährungsbedingungen bringen diese kleistogamen Blüten hervor.

In einer späteren Arbeit (1898) beschäftigte sich Vöchting mit den Blüten von *Linaria spuria* und bestimmte durch statistische Untersuchung des in der freien Natur gefundenen Materials die Variationsbreite der Blüten. Die mannigfaltigen Blütenanomalien machten einen annähernd konstanten Prozentsatz (ca. 3—6 %) sämtlicher Blüten aus. Hier interessieren in erster Linie die experimentellen Untersuchungen Vöchtings über den Einfluß schwächerer Lichtintensität. Bei *Linaria spuria* waren die Resultate negativ. Vöchting schloß daraus, daß die Bildung der Anomalien „auf der Wirkung innerer Ursachen beruhe, solcher, die mit der Konstitution der Spezies gegeben sind“. Erfolgreicher waren die gleichen Versuche mit *Linaria vulgaris.* In schwachem Licht zeigte sich eine Reihe anormaler Blüten, teils Hemmungsbildungen normal angelegter Formen, teils eigentliche Bildungsabweichungen. Sie bestanden in einer asymmetrischen Ausbildung der Blumenkrone mit wechselnder Anzahl der die Ober- und Unterlippe zusammensetzenden Teile.

Variationen in den Zahlen der Blütenglieder sind keine seltene Erscheinung bei allen solchen Pflanzen wie Ranunculaceen, Rosaceen, bei denen die Zahl der Glieder relativ hoch ist, während die streng symmetrischen Formen bei Labiaten, Scrophularineen viel konstanter sind. Wenn auch die Zahlenverhältnisse in der Blüte nach Goebel (1900, p. 715) meist durch „innere“ Ursachen bestimmt sind, so gibt es auch Fälle, wo die Zahl von Ernährungsverhältnissen abhängig ist. Goebel (1882, p. 357) machte darauf aufmerksam, daß *Agrimonia eupatoria* auf Waldboden, Wegen häufig nur 5 Staubblätter bildet, bei besserer Ernährung in der Kultur bis zu 20. Auch die Zahl der Fruchtblätter kann infolge Ernährungsschwankungen variieren. Normal d. h. kräftig ernährte Blüten von *Nigella damascena* haben 5 Fruchtblätter. Bei später gebildeten Blüten fand Goebel (1900, p. 716) teils 4, teils 3.

Den Variationen in der Zahl der Blütenglieder haben die neueren statistischen Untersuchungen große Aufmerksamkeit geschenkt. Die Arbeiten von Ludwig (1895) und Weiße (1897) beschäftigen sich weniger mit den einzelnen Blüten als mit der Zahl der Strahlenblüten bei Compositen. Doch ist die von Weiße fest-

gestellte Tatsache wichtig, daß durch Änderungen der Ernährung der Hauptgipfel der Strahlenkurve bedeutende Verschiebungen erleiden kann. Ebenso fand Mac Leod (1899) (zitiert nach de Vries), daß die Randblüten bei *Centaurea cyanus* um so zahlreicher auftreten, je kräftiger die Ernährung ist.

Die Abhängigkeit solcher Zahlvariationen von dem Ernährungszustand ist von de Vries in seinem Werke (zB. I, p. 95, 431) oft betont worden. Eines der auffälligsten Beispiele, das de Vries selbst genau untersucht hat, ist *Papaver somniferum polycephalum* mit den Nebenkarpellen. Durch störende Einflüsse, wie durch ein frühes Versetzen der Keimlinge, konnten Exemplare erhalten werden, die nur ganz vereinzelte Nebenkarpelle besitzen, während bei günstigen Ernährungsbedingungen die Zahl auf 150 in einer Blüte steigen kann (de Vries, a. a. O. I, p. 98).

Ein ähnlicher Zusammenhang zwischen Ernährung und Gliederzahl der Blüten geht auch aus den Untersuchungen Reinöhls (1903) an *Stellaria media* hervor. Auf Grund zahlreicher Blütenzählungen hat er die Variationskurve des Androeceums festgestellt; es ist eine 2gipfelige Kurve mit dem Hauptgipfel auf 3, einem Nebengipfel auf 5. Die Pflanzen wurden dann teils einem geschwächten Lichte ausgesetzt, also kümmerlich ernährt, teils in einem reich gedüngten Boden gezogen. In dem letzten Versuch lag der Hauptgipfel auf 5, und zugleich traten die Plusvarianten mit der Zahl 8 auffallend hervor. Bei schwachem Licht ergab sich eine eingipfelige Kurve mit dem Gipfel 3, die höheren Varianten fehlten fast vollständig.

In der Literatur finden sich noch mancherlei Angaben, die auf den Zusammenhang gewisser äußerer Bedingungen mit der Blütenbildung mehr oder minder hinweisen. So hat Dingler (1897, p. 333) einen sehr interessanten Fall von *Campanula pyramidalis* beschrieben. Ein als Steckling eingepflanzter und überwinterter Infloreszenztrieb bildete im nächsten Frühjahr an Stelle von Blütenknospen eine Art von Laubsprossen, die dann an der Spitze ganz anormale Blüten trugen. Bei meinen Untersuchungen über die Metamorphose von Infloreszenzen bei *Ajuga* und *Veronica* beobachtete ich mehrfach umgestaltete Blüten (Klebs 1903, p. 53, 74). Eine Umwandlung von Staubblättern in Karpellblätter beobachtete Molliard (1898, p. 324) bei männlichen Pflanzen des Hanfes und er glaubte sie dadurch veranlaßt zu haben, daß er die Hanfpflanzen in einem Gewächshaus bei relativ schwachem Licht

aufzog. Strasburger (1900, p. 725) konnte aber bei der Nachprüfung die Angaben Molliards nicht bestätigen. Es wäre auch sehr auffallend, daß bloß durch Schwächung der Lichtintensität so tiefgreifende Veränderungen der Blüten eintreten sollten. Molliard (1903) beschreibt ferner an einem einzelnen Exemplar von *Senecio jacobaea* und *Matricaria inodora* eine Prolifikation der Blüten, die er auf den Reiz der Verwundung zurückführt.

Einerseits die Erfahrungen mit den Tieren und Pilzen, die die stärksten Umbildungen der Blüten bewirken, anderseits die Beobachtungen über den Einfluß der Ernährung auf den Blütenbau machen es in hohem Grade wahrscheinlich, daß der an und für sich sehr konstante Bau der Blüten durch Einflüsse der Außenwelt doch verändert werden kann.

Meine eigenen Untersuchungen, die diese Frage in Angriff genommen haben, hatten ihren Ausgangspunkt in den Erwägungen, die ich mir auf Grund der Erfahrungen über die Entwicklung der Algen und Pilze, dann der Blütenpflanzen gebildet hatte. Alle Variationen müssen in letztem Grunde, auf Änderungen der Außenwelt beruhen, durch welche die in der Struktur einer Spezies gegebenen Fähigkeiten (Potenzen) verwirklicht werden. Die in der freien Natur oder gewöhnlichen Kultur vorhandenen Kombinationen von Außenfaktoren stellen nur einen Teil der möglichen Fälle dar. Es ist die Aufgabe der experimentellen Variationslehre, unter wechselnden Bedingungen den ganzen Umfang der in einer Spezies ruhenden Möglichkeiten der Entwicklung ans Licht zu bringen, die „potentielle Variationsbreite", wie Detto (1904) sich gut ausdrückt, festzustellen.

Der Unterschied meiner Untersuchungen im Vergleich zu früheren liegt in einer möglichst vielseitigen Verwendung äußerer Veränderungen zu verschiedenen Zeiten bei der gleichen Spezies. Es kann keine Rede von einer wirklich erschöpfenden Benutzung aller denkbaren Mittel sein. Aber selbst mit den noch relativ beschränkten Mitteln lassen sich doch umfassende Variationen hervorbringen.

Bei solchen Untersuchungen muß man, streng genommen, von einem einzigen Individuum ausgehen, genau wie bei Pilzen, Bakterien und Algen. Das Individuum muß auf vegetativem Wege oder durch strenge Selbstbefruchtung vermehrt werden; für die vorliegende Untersuchung kommt nur die erste Methode in Betracht.

Indessen habe ich diese Forderung nicht streng erfüllt. Bei der Hauptuntersuchung an *Sempervivum* habe ich wegen der langsamen Vermehrung mit einer Kollektivspezies gearbeitet. Aber einmal stand die betreffende Sippe seit drei Jahren unter meiner ständigen Kontrolle, zweitens hat sich gezeigt, daß die Resultate nicht bloß bei den Individuen einer Sippe, sondern in vielen Fällen auch bei verschiedenen Arten zu erhalten sind. Das größte Gewicht legte ich aber auf den Nachweis, daß das gleiche Individuum nach Erzeugung typischer Blüten zur Bildung sehr veränderter Blüten genötigt wurde.

Meine Arbeit gliedert sich in vier Abschnitte, einen kurzen ersten, der *Campanula trachelium* betrifft, einen zweiten und dritten, die *Sempervivum* behandeln. Im vierten Abschnitt mache ich den Versuch, die Grundlinien für eine künftige experimentelle Variationslehre zu ziehen.

Zum Schluß möchte ich noch allen denen danken, die mich bei der Arbeit unterstützt haben, Herrn Garteninspektor Schwan, der mir bei den Kulturen mit Rat und Tat beigestanden ist, Herrn Kollegen Stahl für Übersendung blühreifen Materials einiger *Sempervivum*-Arten, und den Herren Kollegen von Wettstein und Engler ebenfalls für Sendung einiger lebender Semperviven. Herr Dr. Küster war so freundlich, die Photographien für mich zu machen; die Zeichnungen sind nach der Natur von meiner Frau ausgeführt worden.

Abschnitt I.

Blütenvariationen bei *Campanula trachelium*.

Im botanischen Garten von Halle wird seit längerer Zeit im System ein Stock von *Campanula trachelium* kultiviert, der seit zehn Jahren an der gleichen Stelle sich befindet. Die hier eng zusammenwachsenden Exemplare zeigten in den letzten drei Jahren, wo sie untersucht wurden, keine besonderen Abweichungen im Bau ihrer Blüten.

Im Juni 1901 nahm ich die blühenden Enden dieser Pflanzen und setzte sie als Stecklinge in ein Mistbeet. Nur einer erhielt sich und bildete an der Basis eine Laubknospe. Die junge Pflanze wuchs heran, wurde im Herbst 1901 in einem Topf ins Warmhaus gesetzt, wo sie im Winter eine Infloreszenz mit weißen, sich nicht

öffnenden Blütenknospen trieb. Im Sommer 1902 wurde sie in ein Mistbeet verpflanzt und kam im August zur Blüte; eine nähere Untersuchung fand nicht statt.

Im Dezember 1902 wurde die kräftige Pflanze im Topf kalt überwintert und im März 1903 in einen warmen Kasten gestellt. Hier trieb sie Infloreszenzstengel, die Ende April zum Blühen kamen. Zur genaueren Untersuchung brachte ich die Pflanze auf den Versuchsbalkon. Aus den basalen Knoten entstanden neue Blüten, von denen sechs Anfänge der Füllung darboten. In fünf Blüten war je ein Staubgefäß, in einer Blüte drei petaloid. Jetzt erregte die Pflanze mein Interesse, ich wollte die Bedingungen finden, unter denen die Petalodie auftritt und ohne sexuelle Fortpflanzung verstärkt wird. Ich will gleich vorausnehmen, daß die Pflanze trotz bester Ernährung seit der Zeit keine Spur von Füllung mehr in den zahlreichen untersuchten Blüten gezeigt hat.

Dieses negative Resultat ist insofern doch wichtig, als unmittelbar daraus hervorgeht, daß die Petalodie ein Variationscharakter ist, der nur unter ganz bestimmten äußeren Bedingungen in die Erscheinung tritt. Es erscheint nicht berechtigt, eine Prädisposition anzunehmen, weil nicht einzusehen ist, warum der Charakter nicht bei bester Ernährung hervortritt. Die besondere Kombination von äußeren Bedingungen, die die vorauszusetzende Potenz der spezifischen Struktur verwirklicht, ist aber noch nicht bekannt.

Am 20. Juli 1903 schnitt ich alle Infloreszenztriebe ab und setzte die Pflanze in ein reich gedüngtes Gartenbeet. Im Herbst wurde sie in einen Topf gesetzt und in das gut geheizte Gewächshaus des Instituts gebracht. Hier entwickelten sich im Oktober kräftige Infloreszenztriebe (der größte 47 cm lang), die am 4. November die ersten Blüten öffneten. Die Blumenkrone war weiß, und auch die folgenden Blüten verhielten sich ebenso. Die Blüten waren in allen anderen Beziehungen normal. Die Länge, gerechnet vom Anfang des unterständigen Fruchtknotens bis zur Spitze der Blumenzipfel, schwankte zwischen 2,6 und 3,1 cm, das Lumen (Entfernung zweier gegenüberliegender Einschnitte der Krone) hatte einen Durchmesser von 1,3—1,6 cm.

Am 8. November stellte ich die blühende Pflanze in das Kalthaus; nach einigen Tagen bemerkte ich, daß die neu sich öffnenden Blumen hellblau gefärbt waren. Nach den 12 weißen Blüten im Warmhaus entfalteten sich 8 hellblaue im Kalthaus. Die Ver-

anlassung für das Verschwinden des blauen Farbstoffes im geheizten Haus konnte nur die höhere Temperatur sein (sie schwankte hier sehr stark am Tage, zwischen 18 und 28°, in der Nacht sank sie bisweilen bis auf 12°). Im Kalthaus hielt sich die Temperatur viel konstanter zwischen 6 und 10°. Die Intensität des Lichtes war in dem hoch (im ersten Stock) gelegenen Institutsgewächshaus eher größer als im Kalthaus. In dem Kalthaus starben die Triebe allmählich ab, es entwickelten sich neue an der Basis. Anfang Februar wurde die Pflanze in einen geheizten, hellen, mit Glas gedeckten Kasten gesetzt, am 12. März in das gut gedüngte Warmbeet ausgepflanzt. Im April traten bereits wieder Infloreszenztriebe hervor; die Pflanze wurde herausgenommen und im Topf in das nicht mehr geheizte Institutsgewächshaus gestellt. Die ersten Blüten waren sehr schön entwickelt, aber hellblau. Die Länge schwankte zwischen 3,4 und 3,9 cm; die Länge der Blumenkrone für sich war 2,8—3,3 cm, die des unterständigen Fruchtknotens 0,6 cm.

Die Pflanze wurde dann frei auf den Balkon gestellt; hier entfalteten sich die normalen dunkelblauen Glocken (Länge 2,9—3,2, Lumen 2—2,2 cm). Aber es gab anfangs noch vermittelnde Übergänge in der Intensität der Farben. Es gab Blüten, bei denen die einen Zipfel noch ganz hellblau, andere dunkelblau waren. Die stärkste Intensität der Farben trat im Juni ein.

Am 13. Juli wurde die Pflanze in das gut gedüngte Gartenbeet gesetzt. Sie begann bei dem sonnigen trockenen Wetter bereits im August wieder zu blühen und blühte bis Mitte September; die Blüten waren dunkelblau.

Ende September 1904 nahm ich die Pflanze wieder heraus und stellte sie in das geheizte Institutsgewächshaus. Es entstanden neue Infloreszenztriebe; die ersten Blütenknospen entfalteten sich nicht und erst am 20. November sah ich die ersten offenen Blüten. Die Blumenkrone erschien zunächst farblos, aber gegen weißes Papier gehalten hatte sie noch einen blaßvioletten Schimmer. Erst an den späteren Blüten konnte ich diesen bläulichen Schein nicht mehr bemerken. Es entwickelten sich 17 offene Blüten, die allmählich immer kleiner wurden. Die Länge betrug anfangs 2,9 cm, schwankte dann zwischen 2,8 und 2,6, bei den letzten zwischen 2,4—1,8 cm.

Um den Einfluß der niederen Temperatur zu prüfen, hatte ich am 22. November einen der Infloreszenztriebe der Pflanze bis zur Basis abgeschnitten und in einem Glase Wasser in das Kalthaus

übertragen. Am 21. Januar 1905 öffneten sich drei Blüten, sie waren wieder hellblau, obwohl die Ernährung im Vergleich zur Hauptpflanze herabgesetzt war. Die Länge der Blüten schwankte zwischen 2,1 und 2,3, das Lumen von 1,3—1,6 cm. Der Infloreszenztrieb selbst war in seiner oberen Hälfte rötlich gefärbt. Beim Versuch, den Trieb im Warmhaus wieder weiß blühen zu lassen, starb er ab.

Nach vorhergehender Kultur in kräftigem Gartenboden läßt sich die *Campanula trachelium* im Winter zur Bildung von Infloreszenztrieben bringen. Die Blumen werden bei einer Temperatur über 20° ganz blaßblau bis weiß, bei einer Temperatur unter 20° hellblau. Der sonstige Bau bleibt dabei ganz normal. Man erreicht auf diesem Wege sehr viel größere Farbenschwankungen bei dem gleichen Individuum, als sie zB. Bonnier für *Campanula* durch das verschiedene Klima der Ebene und des hohen Gebirges erhalten konnte.

Die *Campanula trachelium* zeigt an ihrem Standort im Garten eine sehr bestimmte und ausgesprochene Wachstumsperiode. Im Frühjahr (April) beginnt aus dem überwinternden Wurzelstock das Treiben der Stengel; von Juni bis Juli erfolgt die Blüte, von August bis September die Fruchtbildung. Bereits Mitte September sind die oberirdischen Teile abgestorben, alles ruht bis zum nächsten Frühjahr. Ich habe sowohl im Herbst 1903 wie 1904 Stücke der Pflanzen herausgenommen und warm gestellt. Es traten auch anfangs junge Triebe hervor, aber sie starben nach einiger Zeit ab, ohne auch nur Blütenknospen anzulegen. Der Erfolg bei dem vorhin beschriebenen Exemplar beruht wesentlich auf der vorbereitenden Kultur, ein Punkt, der aus der Gartenpraxis längst bekannt ist.

Durch die Kultur wird sofort die ganze Lebensperiode völlig umgeändert (vgl. über andere Beispiele dieser Art Klebs, 1903, p. 129). Die Pflanze meiner Versuche befindet sich sicher seit März 1903 in einem fortdauernden Wachstum, das wechselt zwischen der Zunahme des Wurzelstockes mit den basalen Blättern und der Bildung der aufrechten, blühenden Triebe. Seit März 1903 blühte die Pflanze zu folgenden Zeiten:

Ende April bis Mitte Juli 1903,
„ Oktober bis Anfang Dezember 1903,
„ April bis Mitte Juli 1904,
Mitte August bis Mitte September 1904,
Ende November 1904 bis Ende Januar 1905.

In dem Jahre 1903 waren zwei, in dem folgenden drei Blütenperioden.

Wenn es praktischen Wert hätte, so könnte man vielleicht bei noch besserer Ausarbeitung der Methodik in größerem Maßstabe weiße oder hellblaue Glockenblumen im Winter ziehen. Aber es können sich bei solchen Versuchen auch mancherlei Schwierigkeiten zeigen. Meine Versuche mit *Campanula rapunculoides* fielen bisher negativ aus; man kann sehr wohl Blütenstände im Winter haben, aber vor März habe ich keine offenen Blüten erhalten, die vorhergehende Ernährung war noch nicht geeignet, die relativ geringe Wirkung des Lichtes zu ersetzen. Selbst bei Individuen des gleichen Standortes von *Campanula trachelium* gewann ich andere Resultate, allerdings unter nicht gleichen Bedingungen.

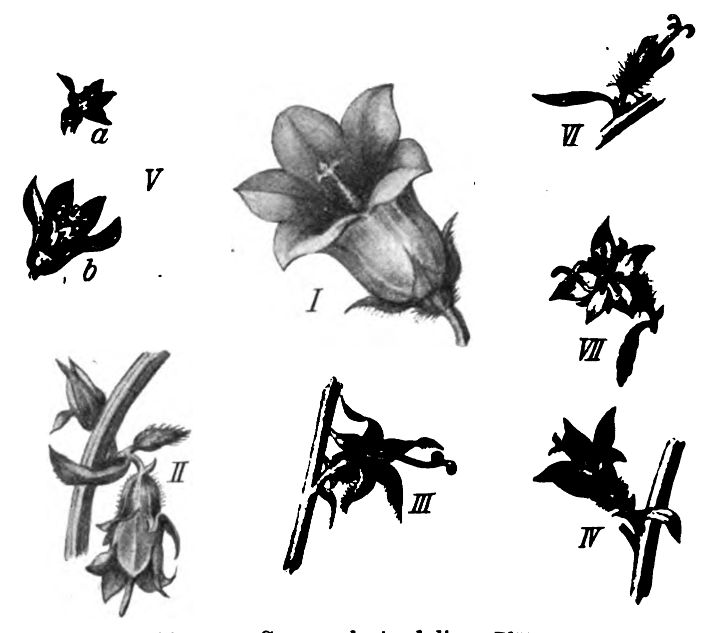
Am 15. Februar 1904 pflanzte ich ein neues Stück von *C. trachelium* in einen Topf und setzte diesen in einen geheizten Kasten. Im April traten die Blütenstände hervor, und dann brachte ich die Pflanze in das Institutsgewächshaus. Hier entfalteten sich intensiv blaue Blüten, deren Pollen fast bis zu 90 % aus verkümmerten Zellen bestand. Am 9. Mai wurde die Pflanze in kleinere Stücke zerteilt, die dann in das gedüngte Warmbeet versetzt wurden. Die einzelnen Stücke will ich mit Buchstaben bezeichnen.

a) Dieses Stück wurde gleich in das Freiland gesetzt. Hier entwickelte die Pflanze Infloreszenztriebe, die am 12. Juni zu blühen begannen; immer neue Blütentriebe sproßten hervor und blühten bis Ende Oktober.

b) Dieses Stück blieb im Warmbeet bis 9. Juni (also einen Monat) und kam dann in einen kleinen Topf auf den Balkon. Am 29. September stellte ich ihn in das geheizte Gewächshaus. Es entwickelten sich lange Triebe (längster 82 cm), und es entfalteten sich die ersten Blüten am 14. Dezember. Diese hatten noch deutliche Glockenform, waren aber klein (s. Fig. 1, II). Die Länge der Blüte betrug nur 1,8 cm, die der Blumenkrone nur 1,1 cm; ihre Farbe war an der Röhre weiß, am Rande der Zipfel bläulich. Bei den folgenden Blumen wurde die Blumenkrone noch viel kleiner, sie erreichte eine Länge von 0,8, schließlich von 0,35 mm und war zwischen den weit auseinander strahlenden Kelchblättern wenig sichtbar; ihre Farbe war rein weiß (Fig. 1, III u. IV). Kelch und Griffel wurden viel weniger von der Reduktion betroffen, ähnlich wie es Vöchting (93, p. 17) für die reduzierten Blüten von *Mimulus* beschrieben hat. Der Griffel, immer etwas Sförmig

gebogen, ragte weit hervor. Die Staubblätter, in normaler Zahl vorhanden, entwickelten in den nicht aufspringenden Antheren verkümmerten Pollen.

c) Dieses Stück blieb im Warmbeet bis 14. Oktober, ohne zu blühen. An diesem Tage kam es in einem Topf in das geheizte Haus. Es entwickelten sich drei Triebe. Bevor diese zum Blühen gelangten, versetzte ich die Pflanze in das Palmenhaus mit durchschnittlich niederer Temperatur (12—17°). Hier entfaltete sich



Figur 1. *Campanula trachelium* - Blüten.
Die normale Blüte I stammt von dem ersten Exemplar (s. p. 163). Alle übrigen von dem zweiten Individuum. Verschiedene Grade der Umbildung der Blumenkrone, bei II noch glockenförmig, bei VII strahlenförmig, bei III—VI kurz röhrenförmig. Über die Herkunft der Blüten siehe Text. Bei V ist (*a* natürliche Größe, *b* stärker vergrößert) ein Kelchblatt fortgenommen, um den Bau der Blüte zu zeigen.

die erste Blüte am 29. Januar (s. Fig. 1, VII). Die Blumenblätter hellblau gefärbt, zeigten eine relativ sehr kurze Röhre und lange Zipfel, die, statt eine Glocke zu bilden, strahlenförmig ausgebreitet waren und zugleich etwas zweilippig angeordnet erschienen.

Am 12. Februar wurde die Pflanze wieder in das wärmere Institutsgewächshaus versetzt. Hier entwickelten sich eine Anzahl Blüten mit reduzierter, aber immer noch etwas blau gefärbter Blumenkrone.

d) Dieses Stück blieb ebenfalls im Warmbeet; am 24. September wurde es im Topf ins warme Gewächshaus und nach Beginn des Treibens am 12. November ins Kalthaus gebracht, am 18. Dezember zurück ins Institutsgewächshaus. Hier traten im Januar Blüten auf, die sämtlich eine höchst reduzierte Blumenkrone aufwiesen; aber auch alle anderen Teile waren sehr klein (s. Fig. 1, V *a*, *b* vergr.). Die Länge der Blumenkrone betrug 0,4 cm, ihre Farbe war grün mit weißlichen Rändern; die Antheren, 0,6 cm lang, ragten ein wenig hervor, der Griffel war zum Unterschiede von den früheren Blüten ganz kurz, die Kelchblätter waren die am besten entwickelten Organe. Aber es gab auch Blüten mit nicht mehr gespreizten Kelchblättern und allein hervorragendem Griffel (Fig. 1, VI).

Ich muß es unentschieden lassen, ob die beiden Pflanzen von *Campanula trachelium* verschiedene reine Spezies sind oder ob es doch die verschiedenen Kulturbedingungen waren, die das so verschiedene Verhalten im Winter herbeigeführt haben. Hervorzuheben ist im Hinblick auf die Beobachtungen bei *Sempervivum*, daß trotz der weitgehenden Veränderung der Blüten der zweiten Pflanze der typische Bau, die Zahl und Anordnung der Glieder nicht geändert waren.

Bei den Blütenvariationen der zweiten Pflanze hat die höhere Temperatur wesentlich mitgewirkt, ebenso wie bei den Farbenvariationen der ersten Pflanze. Durch die höhere Temperatur wird das Wachstum der Stengel sehr befördert und damit ein starker Verbrauch von Nahrung herbeigeführt, der bei der relativ schwachen Lichtintensität des Winters auf dem Wege der Neubildung von Stoffen nicht kompensiert werden kann. Diese Ernährungsschwächung ruft die Blütenveränderung hervor; vgl. auch die Bemerkungen Goebels über den Temperatureinfluß auf die kleistogamen Blüten (1904, p. 777). Das gleiche läßt sich für die Entstehung der weißen Blumen geltend machen, indem bei der höheren Temperatur durch das intensive Wachstum die für die Bildung des Farbstoffes nötige Substanzmenge, vor allem Zucker oder Gerbstoff, nicht in genügender Konzentration vorhanden ist. Bei der Einschränkung durch niedere Temperatur wird dann sofort die Nahrung disponibel.

Die Wirkung der höheren Temperatur auf die Farbe der Blumen läßt sich auch bei andern Anthocyan-haltigen Pflanzen beobachten. So beruht wohl darauf der blasse Flieder, der im Winter von den Gärtnern, sei es im Dunkeln wie auch im Licht, getrieben wird. Sehr deutlich ist die Wirkung auf die chinesische

Primel. Im Oktober stellte ich eine rotblühende Primel in das geheizte Gewächshaus und entfernte alle Blütenstände. Im Januar erschienen neue Infloreszenzen, deren Blüten weiß, mit zartem, rötlichem Schimmer, gefärbt waren. Nach Versetzung in das Kalthaus erzeugten die neuen Blütenstände wieder intensiv rote Blüten.

Aber diese Wirkung der höheren Temperatur tritt sogar in wenigen Tagen ein; die im Kalthaus rotblühenden Pflanzen erzeugen in der Wärme hellrote oder halbweiße und halbrote Blumen. Am auffallendsten verhalten sich in dieser Beziehung die blauvioletten Primeln. Sie reagieren in wenigen Tagen, so daß gleich die ersten in der Wärme sich entfaltenden Blüten fast weiß sind und daß nach Versetzung ins Kalthaus gleich wieder die neuen Blüten blauviolett gefärbt erscheinen. Bei diesen blauen Primeln ließ sich auch sicher nachweisen, daß die höhere Temperatur wesentlicher für die Farbenänderung als das Licht ist. Im geheizten Haus hört die Blütenentfaltung im Dunkeln in wenigen Tagen ganz auf; im Kalthaus blüht eine solche Primel noch nach vier Wochen und die Blüten sind noch deutlich violett. Es wäre nun sicherlich ein Irrtum, anzunehmen, daß die höhere Temperatur irgend einen spezifischen Einfluß auf die Blütenfarben hätte. Die Primeln können im Hochsommer rot oder blau blühen bei Temperaturen, die die des Gewächshauses übertreffen; sie tun es deshalb, weil durch die stärkere Beleuchtung ein sehr viel größerer Nahrungsvorrat vorhanden ist, der den durch die hohe Temperatur bewirkten Nahrungsverbrauch mehr als genug ersetzt. Wir stoßen bei allen Lebensvorgängen immer auf die gleiche Tatsache, daß verschiedene äußere Bedingungen die gleiche Wirkung haben, sobald sie nur das für den Vorgang wesentliche Verhältnis seiner inneren Bedingungen herbeiführen (Klebs, 1904, p. 500).

Abschnitt II.

Blütenvariationen bei *Sempervivum*.

Die bei den Versuchen am meisten benutzte Art war *S. Funkii*, von der eine Anzahl Exemplare seit 12 Jahren an einem trocknen, sonnigen Standort ohne besondere Düngung und Änderung kultiviert worden ist. Schon im Jahre 1903 zeigte sich im Vergleich zu 1902 eine Abnahme in der Zahl der blühenden Rosetten und eine schwächlichere Ausbildung. Noch auffallender war dies im Sommer

1904 der Fall, so daß ein Umsetzen nötig erschien. Das mir zur Verfügung stehende Material war jedenfalls in keinem guten Zustande der Kultur. In den drei Jahren, in denen ich die betreffende Sippe untersucht habe, ließen sich am Standort Variationen besonderer Art nicht nachweisen; ich beobachtete nur in den beiden letzten Jahren je ein Exemplar mit weißen Blumenblättern.

Außerdem fand sich an dem gleichen Standort eine zweite Sippe unter dem falschen Namen *montanum*, die in allen ihren Eigenschaften mit *Funkii* übereinstimmte. Bei anscheinend gleichen Kulturbedingungen zeigte sich nur insofern ein Unterschied, als die zweite Sippe eine größere Anzahl Tochterrosetten bildete. Ich will sie als *S. Funkii II* bezeichnen.

Aber auch andere *Sempervivum*-Arten wurden vielfach zu den Versuchen benutzt. Einige konnte ich nach den mir vorliegenden Beschreibungen bestimmen, wie zB. *S. Moggridgii-Amaliae-Reginae, tomentosum.* Dagegen die Formen der *tectorum*-Gruppe, deren nähere Bestimmung äußerst schwierig ist, führe ich mit den Namen an, wie ich sie vorfand, ohne für ihre Richtigkeit einzustehen.

1. Der Blütenbau von *Sempervivum Funkii.*

Die blühreife Rosette treibt im Mai eine beblätterte Hauptachse, die mit einer Gipfelblüte endigt und neben ihr 2—4 etwas doldig angeordnete Wickelzweige trägt; vgl. Eichler, II, 1878, p. 420. Jeder der Wickel besteht aus einer Anzahl von Blüten (2—8) mit den dazu gehörigen Vorblättern. Das Ganze stellt einen typischen zymösen Blütenstand vor (Fig. 2).

Die einzelnen Blüten sind höchst regelmäßig gebaut, zyklisch, radiär nach der Formel:

$$K_n,\ C_n,\ A_{2n},\ G_n.$$

Der Kelch besteht aus dicklichen, grünen Blättern, die an ihrer Basis zusammenhängen. Die mit ihnen alternierenden Blumenblätter, die etwas höher inseriert sind, hängen an ihrer Basis auch etwas zusammen. Sie sind länglich nach dem Ende zugespitzt, bewimpert und lebhaft rot gefärbt. Die etwas rinnenförmige Mitte tritt als dunkler, rot gefärbter Mittelstreif hervor. Alle Blumenblätter stehen in der fertigen Blüte strahlenförmig ausgebreitet.

Die Staubblätter, die in doppelter Anzahl vorhanden sind, haben eine obdiplostemonische Stellung. Der äußere epipetale Kreis steht den Blumenblättern opponiert und hängt mit diesen an der Basis zusammen; der innere episepale Kreis alterniert mit



Figur 2. *Sempervivum Funkii.*
$^2/_3$ Natürl. Größe. Erzogen auf einer 1 % Knoplösung. Gez. 15. Juni 1903.

den Blumenblättern. Die Staubblätter haben ein rot gefärbtes, etwas abgeplattetes Filament, das die gelbe Anthere trägt. Aus einer Längsspalte an jeder Hälfte tritt die gelbe Pollenmasse hervor.

Das Gynaeceum besteht aus einzelnen freien Karpiden, die ungefähr kreisförmig angeordnet sind und mit den inneren Staubblättern alternieren. Das einzelne Karpid ist eiförmig, an den beiden die Nachbarn berührenden Seiten abgeplattet und enthält zwei Reihen von Samenknospen; es geht in einen fadenförmigen Griffel über mit schwach kopfiger Narbe. An der Basis der Außenseite des Karpidenkreises findet sich noch ein Kreis kleiner Schuppen in gleicher Anzahl wie die Karpide. Eichler nennt sie (a. a. O., p. 419) dorsale Anhangsgebilde der Fruchtblätter; ich habe auf sie weiterhin keine Rücksicht genommen.

Die Zahl der Glieder ist bei *Sempervivum* wie bei andern Gattungen der Crassulaceen einigen Schwankungen unterworfen, worauf zB. Wydler (1860, p. 384) aufmerksam gemacht hat; für andere Crassulaceen gibt Penzig (1890, p. 467) die Literatur über solche Beobachtungen an. Über *S. Funkii* liegen genauere Angaben nicht vor. Mein Material reichte nicht zu ausgedehnten variations-statistischen Untersuchungen aus. Aber immerhin war es genügend, um Mittelwerte und Grenzen für normale Kulturverhältnisse festzustellen.

Das Material stammte ursprünglich von dem Gartenstandort, war aber bereits zum größten Teile unter günstigeren Bedingungen des Bodens kultiviert, wenn auch irgend welche tiefer eingreifenden Änderungen der Außenwelt ausgeschlossen waren. Die Zählung betraf 530 Blüten der typischen Infloreszenzzweige am Gipfel des Hauptstengels; es wurde die Zahl der Blumen-, Staub- und Fruchtblätter festgestellt. Ich ordne zunächst die Variationen nach der Zahl der Blumenblätter.

Tabelle 1.

Zahl der Blumenblätter	9	10	11	12	13	14	15	16
Zahl der Blüten	3	49	**281**	137	30	16	13	1
auf 100 berechnet . . .	0,5	9,2	**53**	26	5,6	3	2,4	0,2

In Kurvenform dargestellt würde das Ergebnis eine eingipfelige Kurve sein mit der Zahl 11 als Gipfelpunkt; einen kleineren Neben-

gipfel bildet die Zahl 12. Blüten mit 11 oder 12 Blumenblättern machen ca. 80% der Gesamtzahl aus. Die höheren Varianten treten besonders an den Gipfelblüten auf, wenn auch die Zahlen 13 und 14 in den Wickeln gut ernährter Individuen vorkommen. Die geringe Anzahl der Blüten mit Variante 9 hängt vielleicht damit zusammen, daß die letzten Blüten der Wickel selten mitgezählt worden sind.

Für den ganzen Blütenbau ist das Verhältnis der Glieder von größter Bedeutung. Im Durchschnitt zeigt sich gerade hierin eine relativ große Konstanz. Unter den 530 Blüten traten kleine Abweichungen bei 58 Blüten (10,9%) auf. Auf die Zahl der Blumenblätter bezogen, fanden sich Abweichungen:

bei	38	Blüten	mit	einer	Minderzahl	von	1	Karpid,
„	7	„	„	„	„	„	2	„
„	5	„	„	„	Mehrzahl	„	1	„
„	1	„	„	„	„	„	2	„
„	3	„	„	„	Minderzahl	„	2	Staubbl.,
„	2	„	„	„	„	„	1	„
„	2	„	„	„	Mehrzahl	„	2	„

Die Abweichungen betrafen demnach wesentlich die Zahl der Karpiden, während die Zahl der Staubblätter ungemein konstant in ihrem Verhältnis zur Zahl der Blumenblätter war.

Die Individuen des Gartenstandortes und selbst auch des Kulturbodens erzeugen Blüten nur an den endständigen Wickelzweigen, die ich kurz als *terminale* Infloreszenzen bezeichnen will. Die Blätter des Hauptstengels sind an dem Gartenstandort zur Blütezeit meist vertrocknet. Es gelingt aber unter besonderen Bedingungen, die Neubildung kleiner Infloreszenzen aus den Achseln der Stengelblätter hervorzurufen. Wie sich später zeigen wird, sind gerade diese *lateralen* Infloreszenzen höchst geeignet für die Entstehung von Blütenvariationen. Anhänger älterer Anschauungen könnten vielleicht behaupten, daß es in der „inneren Konstitution der Art“ liege, an solchen Orten des Stengels andere Blütenverhältnisse zu zeigen, obwohl nach den reichen Erfahrungen von *de Vries*, nach den eingehenden Zählungen von *Tammes* (1903) die seitlichen Achsen eines blühenden Systems sehr viel weniger zu Bildungsanomalien geneigt sind als die besser ernährten Hauptachsen.

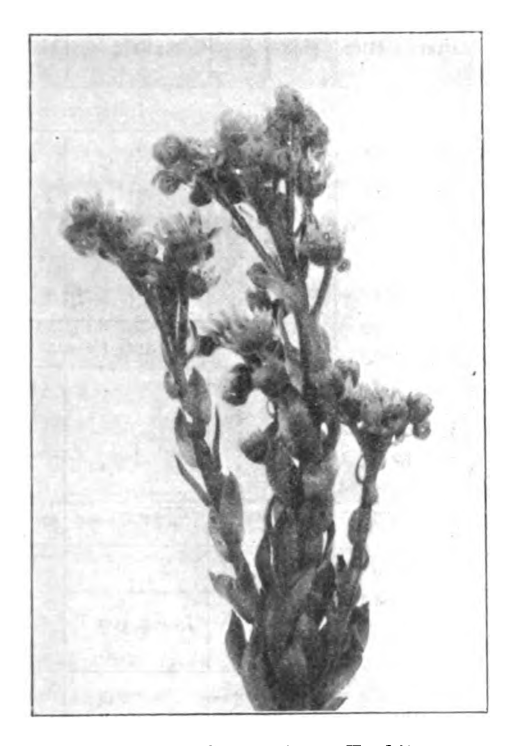
Nach meinen Anschauungen sind die Bedingungen eines Gestaltungsprozesses, soweit sie vom Entstehungsort abhängen, niemals erblich fixiert, weil die an einem bestimmten Ort der Pflanze gerade herrschenden Verhältnisse durch die Außenwelt verändert werden können. Wir werden später erfahren, wie aus jeder Achsel des Stengels Blüten und ebenso Rosetten entstehen können. Immerhin war es von Interesse zu erfahren, in welchem Grade die lateralen Blüten den typischen Bau aufweisen.



Figur 3. *Sempervivum Funkii.*
Am 15. Mai 1903 im Freiland kultiviert, dann im Topf überwintert; im Sommer 1904 blühend; photogr. 20. Juni 1904.

Bei kräftiger Ernährung kann es vorkommen, daß außer den terminalen Infloreszenzen laterale aus den oberen Blattachseln hervorgehen, wie zB. in der Figur 3. In weit stärkerem Maße erreichte ich dies durch vorhergehende sehr günstige Kultur. Eine Anzahl anscheinend blühreifer Exemplare wurde am 11. März 1903 in ein geheiztes, gut gedüngtes Beet verpflanzt; von den sechs Exemplaren kam keins zur Blüte, mit Ausnahme desjenigen, das am 21. Juni (zur eigentlichen Blütezeit des *S. Funkii* im Garten) in einen kleinen Topf

verpflanzt und sehr sonnig und trocken gestellt wurde. Nach einem Monat entwickelte sich aus der großen Rosette ein Blütenstand, der außer den terminalen Wickeln aus den basalen und mittleren Stengelblattachseln größere und kleinere Infloreszenzen bildete.



Figur 4. *Sempervivum Funkii.*
Am 11. März 1903 in das Warmbeet gepflanzt, am 21. Juni in einen kleinen Topf gesetzt, sehr sonnig und trocken. Die Infloreszenz mit terminalen und lateralen Wickeln am 12. August abgeschnitten. Erst nach Alkoholbehandlung photographiert.

Der gesamte Blütenstand wurde abgeschnitten, in Alkohol gelegt und später genauer untersucht. Von den 88 Blüten und Blütenknospen konnten 70 untersucht werden. Ich gebe in Tabelle II die Zählungen und trenne dabei die an lateralen und terminalen Wickeln entstandenen Blüten.

Tabelle II.

Sempervivum Funkii.

11. März 1903 Warmbeet, 21. Juni 1903 sehr sonnig in kleinem Topf, am 12. August 1903 in Alkohol.

Nummer der Blüte	Infloreszenzzweig	Blütenblätter	Staubblätter	Karpide
	Infloreszenz lateral			
1	I aus der Basis des Stengels. Länge = 9,5 cm	11	22	11
2		12	24	12
3		12	24	11
4		13	24	12
5		10	20	10
6		9	18	9
7		11	22	11
8		11	22	10
9		9	18	9
10	II ebenfalls aus der Basis. Länge = 7,5 cm	15	30	15
11		11	22	11
12		9	18	9
13		10	20	9
14		13	26	12
15		12	24	12
16		9	18	9
17	III basal, aber höher als I und II. Länge = 9,8 cm, verzweigt.	12	24	12
18		12	24	12
19		11	22	11
20		10	20	10
21		11	22	10
22		11	22	11
23		10	20	10
24		9	18	9
25		11	22	11
26		11	22	11
27		11	22	11
28		10	20	10
29		12	24	11
30		10	20	10
31		11	22	11
32		11	22	11
33		11	22	10
34		11	22	11
35		9	18	9
36	IV einblütig	11	22	10
	Infloreszenz lateral			
37	V einblütig	12	24	12
38	VI im oberen Teil des Stengels	14	28	14
39		10	20	10
40	VII wie bei VI	11	22	11
41		10	20	10
	Infloreszenz terminal			
42	I	10	20	10
43		12	24	12
44		9	18	9
45		14	28	12
46		11	22	10
47		9	18	9
48	II Zweig von I	11	22	11
49		10	20	10
50		11	22	11
51		10	20	10
52	III	11	21	11
53		11	22	11
54		11	22	11
55		11	21	9
56		11	22	10
57		10	20	10
58	IV	12	24	12
59		12	24	12
60		12	24	12
61		11	22	10
62		11	22	10
63	V	12	24	11
64		11	22	10
65		12	24	12
66		11	20	10
67		9	17	9
68		10	20	11
69		10	20	10
70		12	24	12

Der besseren Übersicht wegen ordne ich die Blüten nach der Zahl der Blumenblätter.

Tabelle III.

Zahl der Blumenblätter	9	10	11	12	13	14	15
Zahl der lateralen Blüten . . .	6	8	**16**	7	2	1	1
Zahl der terminalen Blüten . .	3	6	**12**	7	—	1	—
Gesamtzahl der Blüten	9	14	**28**	14	2	2	1
auf 100 berechnet	13	20	**40**	20	3	3	1

Selbst bei den Blüten eines einzigen Individuums zeigt sich im wesentlichen die gleiche Kurve, die vorhin beschrieben wurde als eingipfelig mit der Zahl 11 als Gipfelpunkt. Ein Unterschied macht sich in dem stärkeren Hervortreten der Minusvarianten 9 und 10 bemerkbar. Vergleichen wir die Zahl der Blumenblätter bei den lateralen und terminalen Infloreszenzen, so ergeben sich nur kleine Unterschiede, die bei Berechnung auf 100 deutlicher sind.

Mit 9 Blumenbl. laterale Bl. 14%, terminale 10%,
„ 10 „ „ „ 20 „ „ 15 „
„ 11 „ „ „ 40 „ „ 40 „
„ 12 „ „ „ 17 „ „ 24 „

Bei den lateralen Blütenzweigen findet eine kleine Vermehrung der Minusvarianten 9 und 10 statt, bei den terminalen eine solche der Plusvarianten 12 — ein Zeichen für eine etwas verschiedene Ernährung.

Gegenüber den typischen Fällen auffälliger ist die Zahl der Abweichungen in dem Verhältnis der Glieder. Unter den 70 Blüten entsprechen 21 nicht genau der Formel. 3 Fälle, bei denen die Staubblätter um 1 vermindert erschienen, gehören eigentlich nicht dazu, da in ihnen 2 Staubblätter verwachsen waren, wie sich aus der Doppelanthere ergab. Andere Abweichungen des Androeceums existierten nicht. Unter den 18 übrigen abweichenden Fällen (ca. 26%) fanden sich:

16 Blüten mit einer Minderzahl von 1 Karpid,
1 Blüte „ „ „ „ 2 Karpiden,
1 „ „ „ Mehrzahl „ 1 Karpid.

Abgesehen von diesen kleinen Abweichungen hatten die Blüten der lateralen Infloreszenzen in allen Beziehungen den gleichen

typischen Bau wie die der terminalen Zweige. Der Entstehungsort als solcher hat keinen entscheidenden Einfluß auf die Blütenbildung, solange die Bedingungen für diese in entsprechendem Maße vorhanden sind.

Deutlichere Abweichungen können aber sofort an lateralen Blüten erscheinen bei abweichenderen Bedingungen. Im weiteren Verlauf der Arbeit werde ich ausführlicher auf die Veränderungen eingehen, die bei den am 20. April 1904 im Warmbeet kultivierten, kurz vor der Streckung stehenden Rosetten eintraten. Die terminale Infloreszenz konnte bei einigen Exemplaren durchaus typisch ausgebildet werden. Bei einem Individuum war die Ausbildung gering, die Blütenbildung hörte frühzeitig auf, und dafür entwickelten sich an den oberen Blattachseln neue Blütenzweige; ich zählte an ihnen 22 Blüten, die nach der Anzahl der Blumenblätter in der Tabelle V angeordnet sind.

Tabelle IV.

Zahl der Blumenblätter	8	9	10	11	12
Zahl der Blüten	2	3	**10**	6	1

Die Verschiebung nach unten ist auffällig; es treten zum ersten Male Blüten mit 8 Blumenblättern auf, die Mehrzahl zeigt 10. Von den 22 Blüten entsprachen 7 nicht der Formel (30%); alle Unregelmäßigkeiten bezogen sich auf das Gynaeceum; es fanden sich:

2 Blüten mit einer Minderzahl von 1 Karpid,
1 Blüte „ „ „ „ 2 Karpiden,
1 „ „ „ „ „ 4 „
1 „ „ „ Mehrzahl „ 1 Karpid.

Hier treffen wir auf die ersten Andeutungen stärkerer Variation im Zusammenhang mit den wohl für das Wachstum, aber nicht für die Blütenbildung günstigen Bedingungen des Warmbeetes.

Nach dieser Darstellung, die über den typischen Blütenbau von *S. Funkii* orientieren soll, gehe ich zur Besprechung der eigentlichen Versuche über; ich ordne sie in drei Abteilungen an, je nachdem der Einfluß der Außenwelt die terminalen oder die lateralen Infloreszenzen betrifft oder sich auf beide bezieht in Verbindung mit der vegetativen Metamorphose.

2. Versuche an Individuen mit normal angelegten terminalen Infloreszenzen.

Die inneren Bedingungen, auf denen der blühreife Zustand einer *Sempervivum*-Rosette beruht, stammen von den Einwirkungen des vorhergehenden Sommers und des letzten Winters her. Im Februar und März geschehen die weiteren Vorbereitungen, so daß vom April ab die Streckung kaum mehr, die Blütenbildung nur unter ganz besonderen Umständen aufzuhalten ist. Für die folgenden Versuche benutzte ich solche völlig blühreife Rosetten, um die Frage zu beantworten, in welchem Grade verschiedene Faktoren der Außenwelt die Entfaltung der Infloreszenz, die Bildung der Blüten an ihr beeinflussen.

A. Der Einfluß anorganischer Nährsalzlösungen.

Die Rosetten von *S. Funkii* lassen sich bequem mit Nährsalzlösungen kultivieren; sie bilden in diesen frische Wurzeln sogar in relativ hoch konzentrierten, stark sauren Knopschen Lösungen[1]) von 2—3 %. Für den Versuch wurde je eine Rosette auf ein enghalsiges Glasgefäß mit 100 ccm Flüssigkeit gesetzt, indem durch Baumwolle der blattfreie basale Teil der Rosettenachse im Halse befestigt wurde. Die Kulturen befanden sich unter einem Glashäuschen auf meinem unbedeckten Versuchsbalkon, der von 1—2 Uhr Mittags ab direkt von der Sonne bis zum Abend beleuchtet wurde.

Unter dem Glashäuschen fand unzweifelhaft Transpiration statt. In dem Versuch von 1903 (Tabelle V), der vom 13. Mai bis 26. Juni dauerte, hatte die Lösung in jeder Kultur abgenommen: bei 0,2 % um 52 ccm, bei 0,4 % um 40 ccm, bei 0,6 % um 30 ccm. Im Versuch von 1904 (Tabelle VI) vom 29. April bis 7. Juni betrug die Abnahme bei 0,6 % 68 ccm, 0,8 % 70 ccm, 1 % 52 ccm. Der Sommer 1904 war außergewöhnlich heiß und trocken. In den Tabellen gebe ich zur Charakteristik der Blüten die Zahl der Karpide an, da ich in den Versuchen von 1903 diese allein gezählt habe. In den Versuchen von 1904 wurden Blumen-, Staub- und Fruchtblätter gezählt; die Frage nach dem Verhältnis ihrer Zahlen bespreche ich weiter unten.

---

1) Salpetersaurer Kalk (4 Teile) und je 1 Teil salpetersaures Kali, schwefelsaure Magnesia und Trikaliumphosphat; bezt. KN.



Tabelle V.

Sempervivum Funkii.

Anfang des Versuchs am 13. Mai 1903. Zählung vom 10.—26. Juni.

Nährlösung	Länge der Hauptachse	Zahl der Karpiden in den Blüten bei allen drei Infloreszenzzweigen
dest. Wasser	15 cm	15, 11, 11, 11, 11; 14, 12, 11, 11; 11, 10, 10, 11.
0,2 KN	18 „	15, 12, 11, 11, 10, 11; 12, 11, 11, 10, 11, 10; 14, 12, 11, 10, 9.
0,4 KN	18,6 „	15, 9, 11, 11; 13, 11, 11, 11, 10; 11, 10, 11, 10.
0,6 KN[1])	19 „	15, 12, 11, 11, 11, 11, 11; 13, 11, 11, 11, 10; 11, 10, 11, 10.
1 KN	16,5 „	15, 12, 11, 11, 11, 11; 11, 11, 11, 11, 11; 13, 11, 11, 11, 11.
1,5 KN	12 „	15, 13, 11, 11, 11; 13, 11, 11, 11, 11, 9.

Tabelle VI.

Sempervivum Funkii.

Anfang des Versuchs 29. April 1904. Zählung 2.—17. Juni.

Nährlösung	Länge der Hauptachse	Zahl der Karpiden in den Blüten
0,2 KN	10,8 cm	14, 11, 12, 11, 12, 11, 11, 12, 10, 11, 10, 11, 11.
0,6 KN	13,4 „	14, 12, 12, 11, 12, 11, 12, 12, 12, 11, 11, 12, 12, 12, 11, 11, 11, 11, 11, 11, 11, 11, 11, 11.
0,8 KN	12,8 „	14, 12, 11, 13, 11, 11, 11.
1 KN	11,6 „	14, 12, 11, 12, 12, 12, 11, 11, 12, 11, 12, 12, 13, 12, 11, 11.
1,5 KN	7,7 „	14, 12, 11, 12, 12, 12, 11.
2 KN	7,2 „	14, 12, 12, 11, 12, 12, 11, 11, 10.

Die geringere Streckung der Hauptachse in den Versuchen von 1904 gegenüber 1903 hängt mit der schon erwähnten ungewöhnlichen Hitze und der dadurch verursachten Steigerung der Konzentration zusammen, vielleicht auch mit dem nicht so kräftigen Ernährungszustande der Rosetten von 1904 (s. p. 170).

---

1) Die Rosette auf 0,8 KN kam nicht zum Blühen.

Tabelle VII.

Sempervivum Funkii auf konzentrierten Nährlösungen.

Nährlösung	Anfang des Versuchs	Zeit der Zählung	Länge der Achse	Zahl der Karpide
1,5 KN	30. Mai 1903	21. Juni	—	13, 11, 11, 11, 12, 11, 12, 11, 11, 11.
2 KN	—	—	—	14, 11, 10, 10.
2,5 KN	—	—	—	14, 11, 12, 11.
1 KN	11. Mai 1903	12.—26. Juni	9,5 cm	14, 11, 10, 11, 10, 11, 9, 9.
3 KN	—	—	9 „	15, 11, 12, 12, 11, 11, 11, 11, 11, 11.
2 KN	19. Mai 1904	12.—26. Juni	6 „	12, 11, 11, 11.
3,5 KN	—	—	6,5 „	14, 11, 12, 12, 11.
4 KN	—	—	4,8 „	12, 11, 11.
2 KN	10. Mai 1904	7.—12. Juni	13,5 „	10, 11, 11, 11, 12, 11, 10, 10, 11, 11, 11.

Auf den höher konzentrierten Lösungen von 2 % ab ist die Entfaltung der Blüten etwas eingeschränkt; aber es sind auch zufälligerweise nicht sämtliche aufgeblühte Blumen genauer gezählt worden.

Im wesentlichen zeigen die Blüten in diesen Versuchen mit anorganischen Salzlösungen die typischen Zahlen der Glieder, die Hauptzahlen sind 11 und 12, die höheren Zahlen beziehen sich auf die Gipfelblüten oder die ersten Blüten der Wickel. Bei den Versuchen von 1904 wurde das Verhältnis von Blumen-, Staub- und Fruchtblättern festgestellt. Unter 107 Blüten zeigten 10 (d. i. 9,1 %) die schon mehrfach erwähnten kleinen Abweichungen der Karpidenzahl; ich sah

6 Blüten mit der Minderzahl von 1 Karpid,
2 „ „ „ „ „ 2 „
2 „ „ „ Mehrzahl „ 1 „

Bei den Versuchen mit höheren Konzentrationen (zB. vom 19. Mai 1904) machte sich eine Abnahme des Blütendurchmessers mehrfach bemerkbar. Die Durchschnittsgröße der typischen Blüten beträgt 2,4 cm (Maximum 3,2 cm), während in diesen Fällen der Durchmesser mancher Blüten zwischen 1,6 und 1,9 cm schwankte. Die Blumenblätter waren außerdem schmäler und nicht mehr so

lebhaft rot gefärbt. Von sonstigen Unregelmäßigkeiten beobachtete ich bei einer Blüte (Versuch auf 1,5 KN 30. Mai 1903) ungleich große Blumenblätter und 8 unentwickelte Staubblätter.

In den besprochenen Versuchen waren die Kulturbedingungen, unter denen die Streckung und Entfaltung des Blütenstandes verlief, doch schon stark verändert im Vergleich zu den Verhältnissen im Garten. Der bleibend hohe Gehalt an allen wichtigen Nährsalzen, die Wirkungen der Bedeckung durch ein Glashäuschen, Steigerung der relativen Feuchtigkeit namentlich des Nachts, Steigerung der Temperatur während der direkten Sonnenbeleuchtung, dazu der zum Teil sehr hohe osmotische Druck und die starke saure Reaktion des die Wurzeln umspülenden Mediums, alles vereinigte sich zu einer ungewöhnlichen, sehr eigenartigen Kombination äußerer Faktoren.

Trotz allem vollzog sich die Entwicklung der ganzen Infloreszenz in typischer Weise und erwies sich als in hohem Grade unabhängig von der Außenwelt oder, wie man zu sagen pflegt, als erblich fixiert.

Wie unrichtig aber doch dieser Ausdruck ist, in wie hohem Grade die Außenwelt einzugreifen vermag, wird aus dem weiteren Verhalten der gleichen für die Versuche benutzten Individuen hervorgehen, als an diesen bei den betreffenden Bedingungen eine völlige Neubildung von Infloreszenzen eintrat. Schon eine Andeutung davon gab eine Kultur auf 2 % Knoplösung vom 11. Mai 1903, bei der die terminalen Wickel früh zugrunde gingen. Aus den obersten Stengelblättern entwickelten sich 7 neue, wenig blütige Infloreszenzen, die am 7. Juni zu blühen anfingen. Bei allen waren die Blumenblätter schmal, weit auseinander spreizend und hellrot ohne Mittelstreifen. Es zeigten sich folgende Zahlen an 11 Blüten:

4 Blüten	mit	10 Bl.,	20 St.,	10 Kp.
1 „	„	10 „	19 „	9 „
4 „	„	9 „	18 „	9 „
1 „	„	8 „	16 „	8 „
1 „	„	7 „	16 „	9 „

Noch stärker wie in dem auf p. 178 beschriebenen Fall walten die Varianten unterhalb des normalen Gipfels 11 vor, es zeigt sich das erste Auftreten der Minusvariante 7.

B. Der Einfluß von Verletzungen.

Verwundungen regen, wie allgemein bekannt ist, die Pflanzen zu mancherlei Neubildungen an, und auch die *Sempervivum*-Arten

folgten der Regel, nach Abschneiden der jungen Infloreszenzspitze neue Blütenzweige zu entwickeln. Diese Methode, Neubildungen hervorzurufen, wird im weiteren mehrfach erwähnt werden. Bei den folgenden Versuchen kam es hauptsächlich darauf an, durch Verletzungen oder Abschneiden die Ernährungsbedingungen zu verändern und ihren Einfluß auf die Blütenbildung zu untersuchen.

a) Abschneiden der blühenden Infloreszenz und ihre weitere Kultur.

Einige der Versuche mögen genauer angeführt werden.

Sempervivum Funkii.

Rosette im Sommer 1903 im Freiland kräftig kultiviert, im Herbst in einen Topf gesetzt; seit Anfang Juni 1904 auf dem Versuchsbalkon. Am 15. Juni blühend mit folgenden Zahlen: D. = Durchmesser der Blüte in cm; Bl. = Blumenblätter, Kp. = Karpide. Androeceum immer in doppelter Anzahl wie die Bl., daher nicht angegeben.

D. der Blüte	2,5	2,3	2,5	2,2	2,2	2,2	2,4	2,5
Zahl der Bl.	11	12	11	11	11	11	11	11
„ „ Kp.	11	11	11	11	11	11	11	11

Am 15. Juni wurde die Infloreszenz bis zur Hälfte des Stengels abgeschnitten und im Wasser weiter kultiviert. Die neuen Blüten zeigten folgende Verhältnisse am 26. Juni:

D. der Blüte	2,1	2	2	1,9	1,7	1,5
Zahl der Bl.	11	11	11	11	11	11
„ „ Kp.	11	11	11	11	11	11

Neben der Abnahme des Blütendurchmessers beobachtete man auch eine Veränderung der Farbe. Die Blumenblätter waren hellrosa und bei den letzten Blüten weiß mit schwachem rötlichem Schimmer.

Versuch II.

Rosette am 3. Mai 1904 im Warmbeet eingepflanzt, am 2. Juni blühend. Die Infloreszenz abgeschnitten, in Wasser gestellt. Zählung der Blüten:

am 3. Juni:

D. der Blüte	2,3	2,5	2,2	2,5	2,5	2,2
Zahl der Bl.	14	12	12	12	12	12
„ „ Kp.	14	12	12	12	12	12

am 9. Juni:

D. der Blüte	2,1	1,8	2,1	1,9	1,9
Zahl der Bl.	13	12	13	11	12
„ „ Kp.	13	8	12	11	7

am 12. Juni:

D. der Blüte	1,7	1,7	1,8	1,8
Zahl der Bl.	11	12	11	11
„ „ Kp.	11	8	11	11

Die Blüten gleich nach dem Abschneiden sind unverändert; allmählich macht sich bei den später entfalteten Blüten auch hier die Abnahme des Durchmessers bemerkbar. Die Blütenfarbe war ebenfalls in zunehmendem Grade geschwächt, und hier und da zeigten sich starke Abweichungen in der Karpidenzahl, während Blumen- und Staubblätter die typischen Zahlen aufwiesen.

Versuch III mit Sippe II von *S. Funkii.*

Die Rosette im Sommer 1903 im Freiland kultiviert, im Herbst in einen Topf verpflanzt. Am 2. Juni 1904 blühend; Infloreszenz abgeschnitten in Erde gesetzt. Die ersten Blüten nicht gezählt, erst die nach zwei Wochen später entfalteten:

D. der Blüte	1,8	1,8	1,7	1,8	1,7	2,1	1,8
Zahl der Bl.	11	10	11	13	11	11	10
„ „ Kp.	11	10	11	13	11	11	10

Der Durchmesser war deutlich verringert, dagegen die Farbe wenig, die Zahlverhältnisse gar nicht verändert. Anderseits zeigten sich bei einzelnen Blüten gewisse abnorme Erscheinungen. In der ersten Blüte waren die Karpide zu einem zentralen Haufen eng zusammengedrängt; an der zweiten Blüte sah man 8 größere normal rote und 2 kleinere weißliche Blumenblätter; außerdem waren an ihr 6 Staubblätter rudimentär.

b) Entblätterung.

Da die Rosettenblätter und die untersten Stengelblätter teils organische Stoffe aufgespeichert enthalten, teils auch beständig neue erzeugen, muß ihre Entfernung von großem Einfluß auf die Ernährung des Blütenstandes sein. Ohne weiteres ergibt sich, daß der Zeitpunkt der Entfernung für den Grad der Wirkung entscheidend ist. Eine Entblätterung nach der Streckung des Stengels hat eine geringe Bedeutung, beeinflußt höchstens die Menge der

normal entfalteten Blüten oder den Durchmesser von diesen. Eine Entblätterung kurz vor der Streckung oder in ihrem Beginn hemmt den ganzen Wachstumsvorgang in sehr hohem Grade; die Achse streckt sich oft überhaupt nicht und bildet die etwa schon angelegten Blüten aus, ohne aber zu reichlichem Blühen zu kommen.

Besonders mit den dicken großen blühreifen Rosetten der *S. tectorum*-Formen wie *acuminatum, blandum, albidum, glaucum, rubicundum* usf., habe ich zahlreiche Entblätterungsversuche in den verschiedenen Stadien der Streckung ausgeführt. Die amputierten Exemplare wurden außerdem verschiedenen Bedingungen, namentlich höherer Temperatur, Dunkelheit usw. ausgesetzt. Meine Erwartungen, auf diesem Wege auffallende Blütenvariationen hervorzurufen, wurden aber getäuscht. Ich verband mit der Entblätterung auch das Abschneiden der Spitze; es bildeten sich dann neue Infloreszenzzweige unterhalb der Verwundung. Aber in allen diesen Fällen zeigten sich normale Blütenverhältnisse; nur die Farbe der Blumenblätter wurde nicht selten verändert, indem das Rot mehr oder weniger schwand und teils durch Farblosigkeit oder durch Grün ersetzt wurde.

Bei den geköpften Stengeln solcher *Sempervivum*-Arten fiel mir die Tatsache auf, daß die der Wunde nächsten Stengelblätter sich senkrecht aufwärts richteten, sogar sich etwas über die Wunde herüberneigten. Besonders auffallend ist die Stellung bei Exemplaren, die ins Dunkle gestellt sind, wo die andern Stengelblätter sich stark epinastisch abwärts krümmen. Wir haben hier wohl einen ähnlichen Vorgang wie bei dem Aufrichten eines Seitenzweiges nach Abschneiden der Spitze bei den Tannen; es ist der nach oben gerichtete Strom von Nahrungsstoffen, der nach der Verwundung notwendig in die unverletzten obersten Blätter oder Seitenzweige eindringt und sie zu der Stellungsänderung veranlaßt.

Von den zahlreichen Versuchen will ich nur als Beispiel einige wenige erwähnen, die mit *S. Moggridgii* angestellt wurden. Der Blütenbau dieser Art entspricht völlig dem von *Funkii*; es zeigen sich die gleichen Zahlenverhältnisse. Die Blüten sind etwas größer, die Blumenblätter länglich dreieckig, hellrot mit dunklerem Mittelstreifen. Die Blütezeit ist etwas später. In dem Versuch wurden 3 im Beginn der Streckung stehende Rosetten entblättert und auf Sand in einem Glashäuschen auf dem Balkon kultiviert.

Exemplar 1. Höhe am 16. Juni 5,9 cm, nach etwa 4 Wochen, 10. Juli, Höhe 8 cm. Von den 3 angelegten Wickeln einer ganz

unentwickelt, die beiden andern mit Blütenknospen und wenigen offenen Blüten; die Farbe normal, die Staubblätter zum Teil verkümmert.

D.	Bl.	St.	Kp.
2,5	11	22	11
2,2	12	24	12
2	11	22	11

Exemplar 2. Höhe am 16. Juni 3,8 cm, am 10. Juli 6 cm; 2 Wickel, 2,5 und 4 cm lang;

D.	Bl.	St.	Kp.	
2,1	11	22	11	ein Teil der Staubb. mit verkümmerter Anthere.
2	11	22	11	
2,6	11	22	11	
—	12	24	12	
1,7	10	?	10	Staubb. zum Teil ganz verkümmert.

Exemplar 3. Höhe am 16. Juni 3,1 cm, am 10. Juli 5,5 cm; 2 Wickel 3,3 und 3,8 cm lang;

D.	Bl.	St.	Kp.	
1,8	12	24	12	
1,9	11	22	11	7 Filamente mit weißem Knopf an Stelle der Anthere.
1,8	12	24	12	Blumenbl. fast weiß.
1,8	12	24	11	
1,4	11	22	11	5 Filamente mit weißem Knopf.

Der Einfluß der Entblätterung am Anfang der Streckung zeigt sich in der deutlichen Hemmung dieses Vorganges, in der mangelhaften Ausbildung der Wickelarme, geringer Zahl der Blüten, Abnahme des Durchmessers; die Zahlenverhältnisse in den Blüten sind normal, aber das Androeceum ist in einzelnen Stücken von Verkümmerung betroffen.

C. Der Einfluß der Dunkelheit in Verbindung mit mittlerer oder höherer (28—30°) Temperatur.

Wie Wiesner (1891, S. 49) für eine *S. tectorum*-Form, Brenner (1900, S. 23) für *S. assimile* nachgewiesen haben, streckt sich die Hauptachse der Rosette im Dunkeln und bildet einen mit kleinen Blättern besetzten Stengel. In einer früheren Arbeit (1903, S. 260) hob ich hervor, daß möglicherweise blühreife Exemplare zu

dem Versuch gedient haben. Denn die Rosetten von *S. Funkii*, die nicht blühreif erschienen, zeigten im Dunkeln keine oder eine sehr geringe Streckung. Ich habe den Versuch Ende Mai 1904 mit Exemplaren der beiden Sippen, die sicher nicht blühreif waren, wiederholt. Trotz des Aufenthaltes während zweier Monate im Dunkeln blieb entweder die Rosette ohne Spur von Streckung oder die Achse streckte sich nur um 1,5—2 cm.

Der Versuch wurde mit nicht blühreifen Rosetten anderer Arten, besonders der *tectorum*-Gruppe wiederholt, bei manchen, wie *albidum*, *blandum* ohne jeden Erfolg; bei anderen, wie *triste*, *acuminatum*, trat eine geringe Streckung ein. Viel besser waren die Erfolge in dieser Richtung bei Anwendung des roten Lichtes (siehe später), in welchem ein sehr verschiedenes Verhalten der einzelnen Arten bemerkbar wurde.

Für *S. Funkii* können wir daran festhalten, daß eine Streckung im Dunkeln innerhalb der ersten 4 Wochen auf einen blühreifen Zustand hindeutet. Die Wirkung des Aufenthaltes im Dunkeln hängt in erster Linie von dem Zeitpunkt des Versuches ab. Im Winter oder auch im Februar, März verdunkelte Rosetten können sich zu einem kleinblättrigen Stengel strecken, der dem Licht ausgesetzt am Ende wieder eine Rosette bildet (Fig. 5). Das kann noch geschehen bei Exemplaren, die Ende April ins Dunkle und zugleich bei einer Temperatur von 30° gestellt werden, während andere Rosetten, die bereits weiter vorgeschritten sind, an dem Ende des Stengels die ersten Blütenanlagen aufweisen, ohne daß diese zur Entfaltung gelangen. Je weiter die inneren Vorbereitungen fortgeschritten sind, um so eher wird der sich streckende Stengel fähig, im Dunkeln Blüten zu bilden.



Figur 5. *Sempervivum Funkii*. Pflanze 28. April 1903 im Thermostaten bei 30°, 13. Mai rotes Gewächshaus; 23. Mai hell, mäßig feucht. Gez. 9. Juni 1903.

Für die vorliegenden Zwecke will ich diejenigen Versuche mit *S. Funkii* kurz besprechen, in welchen es zur Entfaltung von Blüten,

sei es bei nachfolgender Beleuchtung, sei es im Dunkeln selbst gekommen war; es handelte sich um Rosetten mit allen wesentlichen Vorbereitungen und den ersten Anlagen der Blüten.

Versuch I.

Rosette am 8. Mai 1903 dunkel bei 28°; am 21. Mai gestreckter Stengel, 5,5 cm; am 21. Mai hell gestellt, Gewächshäuschen auf dem Balkon. Von den 3 angelegten Wickeln nur 2 entwickelt, am 26. Juni blühend. Die Blüten zeigten folgende Zahlen:

	Bl.	St.	Kp.
1. Wickel:	12	24	12
	10	20	9
	8	16	7
2. Wickel:	12	24	11
	10	20	10
	10	20	8
	8	16	8

Die Blüten waren klein; der Durchmesser schwankte zwischen 1,6 und 1,8 cm. Die Blumenblätter waren hell rosa und zeigten den dunkler gefärbten Mittelstreifen nur an der Basis. Zugleich fand sich bei 4 Blüten unter den 7 eine Verminderung der Karpide.

Versuch II mit Sippe II.

Rosette dunkel bei 30° am 8. Mai 1904; am 17. Mai Stengel auf 9,1 cm gestreckt mit jungen Blütenknospen; am 26. Mai Höhe 12 cm, erste Blüte offen, 29. Mai zweite Blüte offen — die andern Knospen sich nicht entfaltend.

1. Blüte D. = 1,7 cm 10 Bl. 20 St. 12 Kp.

Die Blumenblätter klein (5—6 mm lang), an der Spitze weiß, sonst auf der Oberseite rötlich.

2. Blüte D. = 1,6 cm 12 Bl. 12 St. 12 Kp.

Die Blumenblätter weiß mit schwach rötlichem Schimmer. Von den Staubblättern nur der episepale Kreis deutlich entwickelt, wenn auch 3 verkümmert waren. Der epipetale Kreis war nur in Form von Höckern angedeutet. Die Karpide waren sichtbar, aber auch klein.

Versuch III.

Rosette am 13. Mai 1904 dunkel bei 30°; am 23. Mai Streckung des Stengels auf 9 cm; am 23. Mai hell gestellt, Gewächshäuschen Balkon; am 12. Juni 2 Blüten offen:

1. Blüte 13 Bl. 26 St. 13 Kp. normal
2. „ 11 „ 22 „ 11 „ ,

Staubblätter bei Blüte 2 nur 9 völlig entwickelt, die übrigen ganz kurz mit kleiner Anthere.

Versuch IV.

Rosette am 13. Mai 1904 dunkel bei 30°; am 21. Mai Stengel 9 cm lang, rotes Gewächshaus. Am 8. Juni Stengel 15 cm lang, 3 offene Blüten, später keine neuen Blüten:

1. Blüte 15 Bl. 30 St. 15 Kp.

Die Blüte hatte eine elliptische Form; der längste Durchmesser = 1,9 cm. Die Blumenblätter waren ungleich groß, schmal, schwach rötlich. Von den 30 Staubblättern 7 verkümmert, sehr kurz, mit kleinen Antheren, ohne deutliche Pollen.

2. Blüte 11 Bl. 22 St. 11 Kp.

Der Durchmesser = 2,1 cm. Eine Anzahl der epipetalen Staubblätter mit normalem Pollen, die andern endigten in eine kleine weißliche Anthere.

3. Blüte 11 Bl. 22 St. 11 Kp.

Durchmesser = 2,2 cm. Die Staubblätter waren besser ausgebildet, die meisten aufgesprungen, mit Pollen.

Versuch V.

Rosette am 19. Mai 1904 dunkel bei 30°; am 29. Mai Stengel gestreckt auf 14 cm; am 3. Juni 3 Blüten offen.

1. Blüte 13 Bl. 26 St. 13 Kp.

Blumenblätter schwach rötlich gefärbt.

2. Blüte 12 Bl. 24 St. 12 Kp.
3. Blüte 11 „ 22 „ 11 „

Bei beiden Blüten die Blumenblätter so gut wie farblos. Ein Teil der Staubblätter normal, ein anderer Teil kurz, mit kleinen grünlichen Antheren.

Versuch VI.

Rosette am 20. Mai 1904 dunkel bei 30°; 28. Mai Höhe des Stengels 8,5 cm, 2 Blüten offen.

1. Blüte	13 Bl.	26 St.	13 Kp.
2. „	10 „	18 „	9 „

Die Blumenblätter rot, ohne Mittelstreifen. Staubblätter normal entwickelt.

Versuch VII.

Rosette am 23. Mai 1904 dunkel bei 30°; am 31. Mai Höhe des Stengels 9,5 cm, nur eine Blüte offen.

D. = 2,1 cm 13 Bl. 26 St. 13 Kp.

Versuch VIII.

Rosette am 24. Mai 1903 dunkel bei 28° auf Wasser gesetzt; am 8. Juni Höhe 11 cm; 4 Blüten offen.

1. Blüte 13 Bl. 26 St. 13 Kp.

Die Blumenblätter in der oberen Hälfte weiß, in der unteren rötlich. Darauf folgten 3 andere Blüten (Glieder nicht gezählt) mit ganz weißen Blumenblättern.

Versuch IX.

In Streckung begriffene Rosette umgekehrt, im Thermostaten bei 28° aufgehängt, mit feuchter Baumwolle umwickelt; am 28. Mai 1903 geotropische Aufwärtskrümmung des Stengels, am 8. Juni 5 Blüten offen, bei allen die Blumenblätter farblos; Durchmesser 0,6—0,8 cm. Staubblätter ganz kurz, mit deutlicher, aber nicht aufgesprungener Anthere. Nur 3 Blüten gezählt:

1. Blüte	15 Bl.	30 St.	15 Kp.
2. „	13 „	26 „	12 „
3. „	11 „	22 „	11 „

Versuch X.

Rosette auf einem Gefäß mit Wasser, 24. Mai 1903 halb dunkel, 29. Mai dunkel bei 28°; am 8. Juni Höhe des Stengels 11 cm; 3 offene Blüten. Die Blumenblätter ganz weiß, relativ kurz, kaum doppelt so lang als der Kelch. Staubblätter sehr klein, kürzer als die Karpide. Zählung von 2 Blüten.

15 Bl.	24 St.	14 Kp.
13 „	24 „	12 „

Versuch XI.

Rosette mit gestreckter Achse, dunkel bei 28° am 8. Juni 1903, am 12. Juni 3 Blüten offen, bei allen Blumenblätter nicht

ausgebreitet, außen grünlich weiß, innen rötlich, gegen die Spitze weißlich. Zählung:

14 Bl.	30 St.	15 Kp.
13 „	26 „	13 „
12 „	24 „	12 „

Staubblätter und Karpide völlig normal.

Versuch XII.

Rosette mit gestreckter Achse, am 6. Juni 1903 auf einem Glas mit 4% Rohrzucker, dunkel bei 28°; am 21. Juni 3 offene Blüten, Blumenblätter klein, rein weiß, nicht ausgebreitet. Filamente schwach rötlich, Antheren gelb, Karpide grün. Zählung (Gipfelblüte abgestorben):

11 Bl.	22 Bl.	11 Kp.
11 „	21 „	10 „
12 „	24 „	12 „

Aus den Versuchen ergibt sich, daß durch Aufenthalt im Dunkeln zugleich in einer Temperatur von 28—30° die Entfaltung der Blütenzweige an einer kurz vor oder in der Streckung stehenden Rosette mehr oder weniger gehemmt ist, selbst wenn sie später dem Licht ausgesetzt wurde.

Die entfalteten Blüten, die vor dem Versuch in den meisten Fällen sicher angelegt waren, besaßen den typischen Bau. Vielfach zeigten sich aber Hemmungserscheinungen besonders beim Androeceum, dessen Glieder verschiedene Grade der Verkümmerung aufwiesen. Sehr häufig war eine Veränderung der Blütenfarbe; statt des lebhaften Rot und der dunkleren Färbung des Mittelstreifens beobachtete man hellrote bis schwach rötliche oder halbweiße bis ganz weiße Blumenblätter.

Die Versuche mit andern Arten wie *Moggridgii*, den Rassen der *tectorum*-Gruppe ergaben die gleichen Resultate. Jedoch entstand an den nahrungsreichen großen Rosetten von *blandum*, *glaucum*, *rubicundum* im Dunkeln eine viel größere Anzahl von Blüten mit normalem Bau. Nur die Farbe trat in verschiedenen Stufen der Abschwächung wie bei *Funkii* auf.

D. Der Einfluß der Trockenheit und Feuchtigkeit.

Die *Sempervivum*-Arten verlangen als Xerophyten eine gewisse Trockenheit des Bodens und der Luft, ertragen dabei relativ sehr

hohe Grade des Wassermangels. Intensive Sonnenbeleuchtung, Trockenheit von Luft und Erde sind wesentliche Faktoren, um die Rosetten in den blühreifen Zustand überzuführen. Allerdings bedarf es viel eingehenderer Untersuchungen, um den Einfluß der Trockenheit schärfer zu kennzeichnen. Denn man muß sich die Frage stellen, ob es möglich ist, durch Trockenheit den blühreifen Zustand künstlich hervorzurufen. Ich kann einen Versuch anführen, der auf die Möglichkeit hinweist, wenn er auch nicht beweisend genug ist.

Ich nahm 20 nicht blühreife Exemplare von *Funkii* (je 10 von den beiden Sippen) Anfang Juni 1904, d. h. zu einer Zeit, wo alle im Juni blühenden Exemplare unzweifelhaft als solche erkennbar sind und legte sie auf Papier halbdunkel frei ins Versuchszimmer, dessen Luft in der nachfolgenden Zeit 35—50 % relative Feuchtigkeit besaß. Nach 4 Wochen wurden die eingeschrumpften Rosetten in Erde gesetzt und auf dem Balkon hell beleuchtet. Von den 19 lebenden Rosetten kamen 3 (von Sippe II) im September, d. h. zu einer Zeit, wo draußen am Standort niemals Infloreszenzen auftraten, zur Blüte. Die Stengel waren sehr verkürzt gegenüber den normalen Fällen, nur 2—3 cm lang; sie trugen neben der Gipfelblüte 2 oder 3 wenigblütige Arme; die Blüten selbst waren Ende September größtenteils verblüht und wurden nicht genauer untersucht.

Bei diesen Versuchen, die später fortgesetzt werden sollen, wirken Wassermangel und zugleich völlige Hemmung der Nährsalzaufnahme zusammen. Anderseits spielen Wasserreichtum und ständige Zufuhr von Nährsalzen eine Hauptrolle bei den Versuchen, in denen kräftige, anscheinend blühreife Rosetten Ende Februar oder Anfang März im feuchten, gut gedüngten Warmbeet zu einem beständigen, vegetativen Wachstum angeregt werden und nicht zum Blühen kommen. Das Warmbeet wurde in den Monaten März, April, Mai geheizt, so daß die Bodentemperatur 18—25° betrug. Es war mit Glasfenstern bedeckt, die nur soweit gelüftet wurden, daß die Pflanzen die direkte Sonnenbeleuchtung ertragen konnten. Im Jahre 1903 wurden am 11. März 6 Exemplare der Hauptsippe, 5 der 2. Sippe eingepflanzt, die mit Ausnahme eines Exemplars, das am 21. Juni herausgenommen wurde und später infolge des Einflusses sonniger, trockner Lage zur Blüte kam (s. p. 175), nicht blühten. Die ungewöhnlich kräftigen Exemplare, 6 an der Zahl, da 4 im Winter zu andern Versuchen benutzt wurden, pflanzte ich im folgenden Jahre am 23. Februar wieder in das Warmbeet. Auch

sie kamen nicht zur Blüte, ebensowenig die am gleichen Tage neu eingesetzten, anscheinend blühreifen Rosetten, 14 an der Zahl (8 von Sippe I, 6 von Sippe II). Vier von diesen Rosetten wurden anfangs Juni in kleine Töpfe verpflanzt und sonnig, und vor allem trocken gestellt, aber sie ließen sich dieses Mal nicht zur Blüte bringen.

Die kurz vor der Streckung stehenden blühreifen Rosetten sind in hohem Grade unabhängig von der Feuchtigkeit des Bodens und der Luft. Die Wurzeln können sich in reinem Wasser oder verdünnten Nährlösungen befinden, ohne daß irgend ein Einfluß auf die Entfaltung der Infloreszenz bemerkbar ist. Die höher konzentrierten Lösungen (s. p. 180) stellen verschiedene Grade der physiologischen Trockenheit vor, die sehr gut ausgehalten werden, bis schließlich die zu starke Erhöhung des osmotischen Druckes, Steigerung der Azidität und andere Nebenwirkungen eine Grenze setzen.

Auf der andern Seite kann die Wurzel völlig entfernt werden, ohne die Entwicklung wesentlich zu beeinflussen. Am 11. Mai 1903 befreite ich 4 blühreife Rosetten von ihren Wurzeln und entfernte die von Zeit zu Zeit neu auftretenden Würzelchen. Die Rosetten saßen auf Sand, der nie befeuchtet wurde, abgesehen von zufälligen Regengüssen. Am 15. Juni kamen die Pflanzen zur völlig typischen Blütenentfaltung. Nur der Stengel war relativ kurz; seine Länge bis zur Gipfelblüte betrug 10, 10,5, 10,6 cm.

Um den Einfluß einer ungewöhnlich hohen Trockenheit zu beobachten, machte ich folgenden Versuch mit zwei Exemplaren von *S. consoles*. Sie wurden am 30. Mai, wo die blühreife, nicht gestreckte Rosette 4 cm hoch war, auf Filtrierpapier in das Versuchszimmer (35—50 % relative Feuchtigkeit) in der Nähe des Fensters bei Abhaltung der direkten Sonne einfach hingelegt.

Exemplar 1. Gewicht 26,77 g.

Der Stengel begann sich zu strecken, krümmte sich geotropisch aufwärts und fing, nachdem er 15,5 cm lang geworden war, am 20. Juni an zu blühen.

Gipfelblüte	11 Bl.	22 St.	11 Kp.

Die Blumenblätter waren grünlichweiß, die Staubblätter rötlich normal, die Karpide grün.

2. Blüte	13 Bl.	26 St.	13 Kp.
3. „	12 „	24 „	12 „

Auch die bis zum 8. Juli offenen späteren Blüten waren normal, abgesehen von der grünlich weißen Farbe.

Am 23. Juni war das Gewicht 10,18 g, es hatte eine Abnahme von 16,59 g, d. i. 61,9 %, stattgehabt, die Rosettenblätter und die unteren Stengelblätter waren vertrocknet, die oberen noch frisch grün.

Exemplar 2. Gewicht am 30. Mai 31,15 g.

Streckung des Stengels auf 10 cm. Beginn des Blühens 20. Juni, Ende 8. Juli. Während dieser Zeit öffneten sich 11 Blüten von normalem Bau, abgesehen wieder von der grünlich weißen Farbe der Blumenblätter. Am 23. Juni Gewicht 12,52 g, also Abnahme um 18,63 g, d. i. um 59,8 %.

Die typische Entwicklung des Blütenstandes vollzieht sich auch, wenn nicht bloß die Wurzeln im Wasser oder sehr feuchter Erde leben, sondern der Feuchtigkeitsgehalt der Luft sehr hoch ist. Ich hatte an meinem Versuchsbalkon ein besonderes Gewächshäuschen, das sehr feucht gehalten wurde. Die Feuchtigkeit schwankte den größten Teil des Tages zwischen 90 und 100 %; nur in den Nachmittagsstunden, wo die direkte Sonne einwirkte, sank der Gehalt auf 70 bis 60 %. Dann hatte ich ein zweites größeres, 2 m langes, tragbares Gewächshaus an der Nordseite des Instituts im Hof aufgestellt. Hier trafen nur die Strahlen der Abendsonne hin und veranlaßten eine schwache Senkung der Feuchtigkeit bis auf ca. 80 %. Endlich kultivierte ich blühreife Rosetten von *Funkii* und andern Arten im Victoriahaus bei relativ hoher Temperatur (22—32°) und hohem, allerdings auch stark schwankendem Feuchtigkeitsgehalt.

Blühreife Rosetten, die Ende April oder Anfang Mai in diese feuchten und sehr feuchten Gewächshäuser gebracht wurden, entwickelten Infloreszenzen und Blüten in durchaus typischer Weise, so daß ein näheres Eingehen unnötig erscheint. Die Hauptachse ist stärker gestreckt wie an trocknen Standorten, die Blätter haben eine etwas veränderte Form, erscheinen rein grün, da das Rot, welches bei den *Sempervivum*-Blättern gebildet wird, in feuchter Luft wenig oder gar nicht erzeugt wird. Aber die hier wesentliche Frage, ob Veränderungen der Blüten eintreten, muß verneint werden.

Dagegen ist eine andere Wirkung der Feuchtigkeit für spätere Versuche von Wichtigkeit, und sie betrifft eine Verlängerung der Lebensdauer, damit der Ernährungstätigkeit der Stengelblätter. Am trocknen Standort des Gartens sind diese ebenso wie die Rosettenblätter bereits zur Blütezeit abgestorben. In feuchter Luft bleiben

die Blätter länger frisch und lebendig, um so länger, je besser vorher die Rosette ernährt war. Infolgedessen können auch in den Achseln solcher Blätter Neubildungen in Form von Blüten, unter Umständen auch von Rosetten entstehen, und der Einfluß der Feuchtigkeit kann in solchen Fällen mitwirken, den Blütenbau zu verändern (s. später).

Einige Versuche stellte ich an, in denen die Blütenbildung innerhalb einer Flüssigkeit vor sich gehen sollte. So setzte ich eine in Streckung begriffene Rosette von *S. Funkii* umgekehrt auf ein Glas mit 0,4 Knoplösung und stellte es am 6. Juni 1903 in den Thermostaten von 30°. Der Stengel streckte sich und krümmte sich innerhalb der Flüssigkeit aufwärts. Am 13. Juni brachte ich die Kultur ans Licht. Innerhalb der Flüssigkeit entfalteten sich am 26. Juni 4 Blüten, allerdings nicht völlig, da die Blumenblätter aufrecht statt ausgebreitet standen. Die Farbe war rein weiß; die Zahl der Blumenblätter und Karpide in den 4 Blüten 12, 10, 11, 11. Die Staubblätter in doppelter Anzahl vorhanden, waren aber durchweg kurz geblieben mit wenig entwickelten Antheren.



Figur 6.
Sempervivum Wulfeni (?).
Am 21. Juni 1903 Infloreszenz geköpft, umgekehrt, in 0,4 % Knoplösung hell, am 23. Juli aufrecht, feucht. Gez. 7. August 1903.

Noch einen andern Versuch will ich anführen, obwohl er strenggenommen erst in den Abschnitt 3 hingehört. Er betrifft ein rotblühendes *Sempervivum*, das im Garten als *Wulfeni* (?) bezeichnet ist.

Ein in Streckung begriffenes Exemplar wurde am 21. Juni 1904 an der Spitze geköpft und umgekehrt in eine Lösung von 0,4 Knoplösung gestellt. An dem oberen in der Flüssigkeit befindlichen Stengelteil entstanden neue Blütenknospen; am 23. Juli stellte ich die Pflanze normal aufrecht in ein feuchtes Gewächshaus, und am 29. Juli öffneten sich die Blüten (s. Fig. 6). Vor allem fällt die Unterdrückung des Blüten- oder Infloreszenzstieles auf, die obersten Blüten sitzen direkt auf der Achse; auch die oberhalb der Flüssigkeit angelegten kleinen Infloreszenzen sind ganz kurz gestielt. Die obersten Blüten zeigten sehr abweichende Verhältnisse. Die

10 Blumenblätter waren sehr klein, schmal und völlig weiß; sie hatten dazu ihre Quirlstellung aufgegeben, indem 2 Blätter nach innen gerückt und ihren Nachbarn opponiert saßen. Die Staubblätter waren nur in Form von 4 dicklichen roten Fortsätzen vorhanden, Karpide gab es nicht. Eine etwas tiefer stehende Blüte hatte 10 schwach rötliche, ebenfalls noch unregelmäßig angeordnete Blumenblätter, 16 lebhaft rote Staubblätter mit kolbigen Enden als Antheren und 7 wenig entwickelte Karpide.

Die nicht in der Flüssigkeit angelegten Blüten näherten sich mehr den typischen Verhältnissen, wenn auch hier mancherlei Abweichungen hervortraten; so hatte die eine Blüte (links in der Figur) 9 gefärbte Blumenblätter, aber nur 16 Staubblätter und 7 Karpide.

Der Vergleich der beiden Versuche lehrt den großen Unterschied in den Wirkungen eines äußeren Faktors kennen, je nachdem das Organ vorher, wenn auch noch so wenig, angelegt ist oder erst während des Versuches neu gebildet wird.

E. Der Einfluß des farbigen Lichtes.

Der Einfluß des Lichtes von verschiedener Brechbarkeit auf das Wachstum ist vielfach untersucht worden, während die gleiche Frage für die Blütenbildung noch wenig Beachtung gefunden hat. Die ersten Beobachtungen machte Senebier (1785, II, S. 54), der Bohnen unter seinen doppelwandigen Glocken zog und bemerkte, daß sie im violetten Licht (durch Lackmuslösung hindurchgegangen) zur gleichen Zeit blühten wie im natürlichen Zustande, im roten Licht (Mischung von Karmin und Wasser) dagegen 10 Tage später. Nach Teodoresco (1899, S. 159) hat Flammarion, der mit farbigen Gläsern arbeitete, festgestellt, daß die Erbse und Bohne nur im roten und nicht im blauen Lichte blühen können.

Die Untersuchungen von Sachs, Gr. Kraus, Vines u. a. haben übereinstimmend ergeben, daß die Wachstumsprozesse vorwiegend von den stärker brechbaren, blauvioletten Strahlen beeinflußt werden, während nach Sachs, Pfeffer usw. die rotgelben Strahlen für die Kohlensäurezersetzung am wesentlichsten sind (Pfeffer 1901, S. 117 und die speziellen Arbeiten von Teodoresco 1899, Strohmer und Stift 1904). Ich habe die Absicht, später ausführlicher auf die Beziehungen des farbigen Lichtes auf das Wachstum einzugehen und will an dieser Stelle hauptsächlich den Einfluß auf die Blütenbildung besprechen.

Zu den Versuchen benutzte ich ebenso wie Flammarion, Teodoresco, Strohmer und Stift farbige Gläser und nur nebenbei die doppelwandigen Glocken, von denen ich mir einige größere hatte herstellen lassen. Aber sie sind zu unhandlich, und der relativ kleine Luftraum ist für längere Kulturen ungünstig. Die Bedenken gegen den Gebrauch der Gläser wegen ihres Mangels an monochromatischem Lichte, wegen der ungleichen Absorption sind bekannt, fallen allerdings für die im groben festzustellenden Tatsachen nicht ins Gewicht. Der Gebrauch eines direkten Spektrums ist für die monatelange Kultur ausgeschlossen.

Ich ließ mir kleine Gewächshäuschen bauen, Länge 80 cm, Tiefe 55, Höhe an der Glastür 75, an der Hinterwand 65 cm. Den Boden bildete ein Zinkeinsatz, der mit Sand gefüllt war. Unter zahlreichen Proben gefärbter Gläser, die genau zu prüfen mein Kollege Dorn so liebenswürdig war, wählte ich für meinen Zweck das bekannte rote Überfangglas und ein helles grünlichblaues Glas, das als Magdeburger Blaugrün bezeichnet wird.

Die spektroskopische Untersuchung des roten Glases in der von mir benutzten mittleren Helligkeit zeigte, daß durchgelassen wurde:

Rot und Orange bis Gelb von λ 726 — 576 $\mu\mu$.

Die Absorption war bereits deutlich im Gelbgrün von ca. 578 an, vom Grün waren nur noch Spuren vorhanden, und alle stärker brechbaren Strahlen völlig absorbiert. Das Glas entsprach im wesentlichen dem von Strohmer und Stift verwendeten.

Das blaugrüne Glas ließ durch:

Grün, Blau, Violett von $\lambda = 584 - 412$ $\mu\mu$.

Deutlich absorbiert aber noch durchgelassen wurde Gelb zwischen 584 und 620; völlig absorbiert war Orange und das ganze Rot von 620 ab.

Bei der Untersuchung mit Quarzlinsen und Quarzprisma und dem Fluoreszenzschirm (Bariumplatincyanür), wodurch die ultravioletten Strahlen sichtbar gemacht wurden, zeigte sich im Vergleich zum weißen Glase, das selbst schon einen großen Teil absorbiert, eine etwas stärkere Schwächung bei dem blauen Glase; das rote Glas ließ nur noch ganz schwache Spuren hindurch.

Für die Prüfung der fertigen Glashäuschen benutzte ich das von Zeiß neu hergestellte Handspektroskop, an dem man die

Wellenlänge ablesen kann nach Einstellung auf die Natriumlinie. Hier traten die wirklich intensiv durchgelassenen Strahlen hervor

beim roten Glas zwischen 720 und 580 $\mu\mu$,
„ blauen „ „ 570 „ 400 „

Das Spektrum war daher durch die beiden Gläser in zwei Partien zerlegt, in die der schwächer brechbaren Strahlen, hauptsächlich Rot nebst etwas Gelb, und die der stärker brechbaren, Grün, Blau, Violett.

Die Glashäuschen standen auf einem an der Nordseite des Instituts freistehenden, von Ost nach West sich ausdehnenden Balkon, der im Sommer morgens früh und dann von 2—3 Uhr mittags ab bis abends von der Sonne beleuchtet wurde und zu dem das diffuse Himmelslicht frei zutreten konnte. Die Häuschen standen einen Meter voneinander entfernt in der Reihenfolge, daß das blaue am meisten nach Westen sich befand und zuerst von der Mittagssonne betroffen wurde, dann folgte das rote und das weiße Häuschen.

Außerdem hatte ich noch ein größeres rotes Häuschen (1,53 m lang, 95 cm breit, 84 cm tief), das ganz frei im Garten stand und das am Vormittag direkter Sonne ausgesetzt war; dort wurde etwa vom Mittag ab die Sonne durch den Schatten eines in der Nähe stehenden Baumes etwas abgeschwächt. An dem Glashäuschen hatte ich eine Ventilationseinrichtung nach Art der Anemometer angebracht; sie funktionierte aber nur im Winde und nicht an den stillen heißen Tagen, so daß die Temperatur zeitweise bis zu 40, selbst 45° steigen konnte. In allen Gewächshäuschen wurden täglich dreimal Temperatur und Feuchtigkeit gemessen, im April um 8 Uhr morgens, später um 7 Uhr, dann zur Zeit der höchsten Temperatur um 4 Uhr und abends um 8 Uhr. Bei dem roten Gewächshaus im Garten wurde die Mittagstemperatur bei der zweiten Messung genommen. Zur Messung der Feuchtigkeit benutzte ich Lambrechtsche Hygrometer, die ich von Zeit zu Zeit mit Hilfe des Aßmannschen Aspirationspsychrometers kontrollierte und justierte.

Ich gebe in der nachfolgenden Tabelle VIII die Durchschnittswerte für das Jahr 1904, um die Temperatur- und Feuchtigkeitsverhältnisse der verschiedenen Häuschen hervortreten zu lassen.

Tabelle VIII.

Temperatur und relative Feuchtigkeit im Sommer 1904, monatliche Durchschnittswerte 1. April bis 16. September.

Monate	Weiß		Rot		Blau		Balkon		Rot	
	auf dem Balkon						Schatten		draußen	
	Tp.	Hyg.	Tp.	Hyg.	Tp.	Hyg.	Tp.	Hyg.	Tp.	Hyg.
April . .	13,6	72	13,4	67	12,5	66	—	—	15,2	78
Mai . .	18,9	66	18,8	72	17,2	68	14,5	47	22	68
Juni . .	22	65	21,4	72	19,7	67	17,4	47	23,8	68
Juli . .	25,7	63	25	69	23,9	63	21,1	42	28,5	66
August .	21,9	67	22,1	70	20,9	61	19,4	40	24,9	71
September, 1.—16. .	17,7	71	18	77	17,6	69	15,9	47	19,6	81

Aus der Tabelle ergibt sich die relativ höhere Feuchtigkeit der Gewächshäuschen im Vergleich zu dem freien Standort auf dem Balkon, ebenso eine höhere Temperatur, wobei allerdings zu berücksichtigen ist, daß die Temperatur der freien Luft im Schatten gemessen wurde. Die Differenzen zwischen den einzelnen Häuschen auf dem Balkon sind wenig beträchtlich. Doch war, wie das nicht anders erwartet werden konnte, die Temperatur im blauen Licht geringer als im roten und weißen Licht. Die Differenz konnte mehrere Grade (bis zu 5° C.) bei direkter Sonnenbeleuchtung betragen. Das blaue Haus war auch relativ trockener, besonders seit dem Juli, wo eine geringere Menge von Pflanzen sich in ihm befanden.

Das rote Häuschen draußen im Garten war durchschnittlich wärmer als die Balkonhäuschen im Zusammenhang mit der stärkeren Beleuchtung; ich sorgte für etwas größere Feuchtigkeit wegen der Gefahr einer zu starken plötzlichen Transpiration. Im allgemeinen wurde aber stets dafür Sorge getragen, die Erde in den Töpfen nicht gleichmäßig feucht zu halten, sondern sie eher relativ trocken werden zu lassen und dann erst zu gießen. Die Bedingungen in den Häuschen sind für die Blütenbildung nicht optimal zu nennen, besonders wegen der relativ höheren Feuchtigkeit und der verminderten Luftzirkulation, die nur ab und zu abends zwischen 9 und 11 Uhr durch Öffnen der Türen erleichtert wurde; aber für den Vergleich der Beobachtungen an den verschiedenen Häuschen kommt das weniger in Betracht. Jedenfalls blühten in dem weißen Häuschen

die Pflanzen, wie *Lobelia, Mimulus,* den ganzen Sommer hindurch, und die Semperviven entfalteten ebenfalls normal ihre Blüten.

Bevor ich den Einfluß des roten und blauen Lichtes auf *Sempervivum* behandeln will, möchte ich zur allgemeinen Orientierung meine Erfahrungen an anderen Pflanzen vorausschicken.

Die Blütenbildung ist ein höchst komplexer Vorgang, und niemals können die Beziehungen des Lichtes bezw. der farbigen Strahlen zu dem Prozeß einfacher Natur sein. Aber unter allen Umständen ist eine der wesentlichsten Bedingungen des Vorganges die nötige Quantität der Nahrung. Nimmt man eine Pflanze für den Versuch, so kommt in Betracht: 1. die Nahrung, die sie vorher aufgespeichert hat, 2. die Nahrung, die sie während des Versuches neu bildet. Der für die Blütenbildung verwendbare Überschuß richtet sich dann ferner nach dem durch vegetative Prozesse veranlaßten Verbrauch.

Der Einfachheit halber trenne ich die Pflanzen nach ihrem Nahrungsquantum in drei Gruppen:

1. Solche, die vor dem Versuch alle wesentlichen Nährstoffe in geeigneter Beschaffenheit für die Blütenbildung besitzen.

Dazu gehören zB. Hyazinthen, Tulpen, für deren Blühen, wie wir von Senebier, Sachs u. a wissen, eine Ernährung während der Entfaltung nicht direkt notwendig ist.

2. Solche, die eine relativ sehr geringe Menge Nahrung gespeichert haben, die daher während des Blühens stets neue Nahrung bilden müssen.

Hierher gehören die einjährigen Pflanzen, wie *Lobelia erinus, Mimulus luteus* usw., die im Dunkeln sehr schnell aufhören zu blühen, ja bereits, wie Vöchting nachgewiesen hat, in schwachem Licht nicht blühen.

3. Solche, die in der Mitte zwischen den beiden Extremen stehen, die einerseits Nahrung aufgespeichert haben, anderseits immer noch neuer Nahrung für das Blühen bedürfen. Dazu gehören die *Sempervivum*-Arten.

Selbstverständlich gibt es alle möglichen Zwischenstufen der drei Gruppen. Für die letzte Gruppe ist dann der Zeitpunkt des Versuches von entscheidender Bedeutung. Je früher er angestellt wird, um so wichtiger wird die Neubildung der Nahrung, je später, d. h. je näher der eigentlichen Blütezeit, um so bedeutungsloser.

Auf die erste Gruppe brauche ich nicht ausführlich einzugehen. Ich nahm im Winter 1904/5, wo das rote und blaue Häuschen im

geheizten Institutsgewächshaus standen, rot blühende Hyazinthen (Gertrude) und blau blühende (Marie) und stellte sie Ende Dezember hinein. Die Entwicklung verlief normal, auch die im Dunkeln eintretende starke Abschwächung der Farbe war weder im roten noch blauen Lichte merklich.

Die zweite Gruppe jener Pflanzen mit hohem Lichtbedürfnis war für unsere Zwecke sehr wichtig, weil bei ihnen rotes und blaues Licht verschieden einwirkt. Ich gebe einige Versuche mit *Lobelia erinus* an:

Junge, im Licht erwachsene Keimlinge wurden zu je 7 in kleine Töpfe mit nahrhafter Erde verpflanzt und am 6. Mai 1903 in den Glashäuschen und frei auf dem Balkon verteilt. Vom Beginn des Blühens an, 16. Juni bis 18. August, nahm ich die offenen Blüten fort und zählte sie.

Die Zahl der Blüten betrug:

Balkon	Weiß	Rot	Blau	Rot (draußen)
116	168	0	0	0

Die Pflanzen im roten Licht waren bis zum Ende des Versuches frisch grün, wenn auch etwas vergeilt; die im blauen Licht waren ganz wenig entwickelt und kränklich.

Im gleichen Jahre 1903 nahm ich ältere Pflanzen, die aber noch nicht blühten, zum Versuch; sie wurden am 3. Juni hineingestellt. Ende Juni Anfang des Blühens; Ende des Versuches 8. August. Zahl der Blüten:

Weiß	Rot	Blau	Rot (draußen)
177	32	0	55

Die Pflanzen blühten im weißen und den beiden roten Häusern bis zum Oktober, in den letzteren, wie auch der Versuch im Sommer zeigte, sehr viel weniger reichlich.

Versuch 1904.

Ich nahm Stecklinge einer überwinterten gut ernährten Pflanze; je 1 Steckling war seit dem Frühjahr in einem Topf kultiviert. Die Pflanzen wurden am 21. Mai verteilt. Statt des freien Standortes benutzte ich noch ein besonderes feuchtes Häuschen auf dem Balkon. Blütenzählungen vom 12. Juni bis 14. August.

Weiß (sehr feucht)	Weiß	Rot	Blau	Rot (draußen)
195	294	68	0	41

Sämlinge zu je 7 in Töpfe verpflanzt. Beginn des Versuches am 2. Mai. Zählung vom 17. Juni bis 14. August.

Balkon	Weiß	Rot	Blau	Rot (draußen)
163	126	19	0	47

Die gleichen Resultate, Schwächung der Blütenzahl im roten, völligen Mangel im blauen Licht, erhielt ich mit *Specularia speculum*, *Anagallis coerulea*, *Silene pendula* u. a. Das für unser Auge durchsichtige hell blaugrüne Glas verhindert bei diesen Pflanzen das Blühen, selbst wenn sie bereits in voller Blüte stehen. Am ersten und zweiten Tage zeigen sich noch Anfänge der Entfaltung, später nicht mehr, das blaue Licht wirkt fast wie völlige Dunkelheit. Die aufgespeicherte Nahrung spielt bei den genannten Pflanzen keine Rolle; die Neubildung ist geringer als der Verbrauch durch Atmung, das geringe Wachstum u. dergl. Das für das Blühen nötige Nahrungsminimum wird daher nicht erreicht; die Pflanze stirbt langsam ab. Im roten Licht kann, wenn man nicht zu junge Pflanzen nimmt, das Blühen erfolgen und auch den ganzen Sommer fortdauern, aber mit geringer Intensität im Vergleich zum gemischten weißen Licht. Es ist ohne weiteres einleuchtend, daß es Pflanzen geben wird, die geringere Ansprüche an das Nahrungsquantum machen als *Lobelia* und dann reichlicher im roten Licht blühen. Als Beispiel erwähne ich *Poa annua*. Junge Pflanzen aus dem Freien wurden am 21. März 1904 in Töpfe verpflanzt und in die Häuschen verteilt. Die Resultate waren folgende:

Blaues Licht:

Nach einem Monat zeigte sich eine kümmerliche Infloreszenz, an der zwei Ährchen ein Paar offene Blüten hatten; außerdem fanden sich noch zwei wenig entwickelte Infloreszenzen, die bis zum 13. Mai abgestorben waren.

Rotes Licht (Balkon):

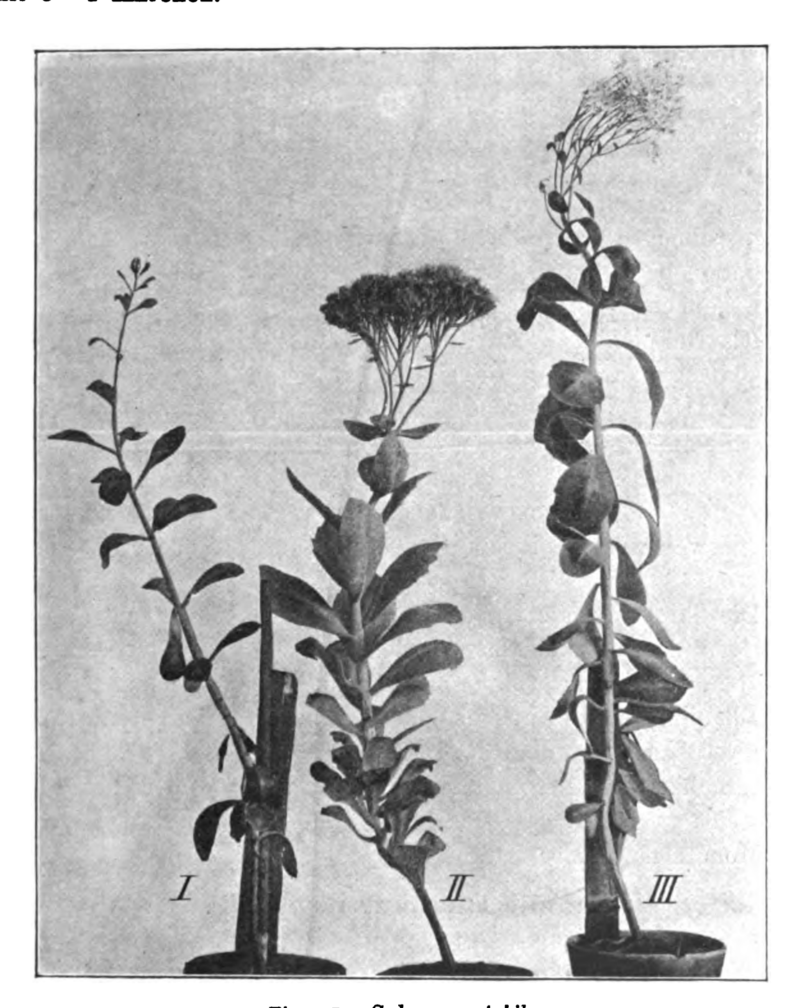
Am 21. April 19 Infloreszenzen mit reichlich blühenden Ährchen.

Weißes Licht:

Am 21. April 38 Infloreszenzen.

Eine etwas kräftigere Pflanze befand sich seit 21. März im Rot draußen. Am 9. Mai zählte ich 61 Infloreszenzen, die blühten und fruchteten. Ich sammelte die Samen und säte sie in einen Topf aus, der im gleichen roten Häuschen blieb. Die Samen keimten, und eine Anzahl Keimlinge wurde pikiert. Am 24. Oktober hatten

sämtliche Pflanzen Infloreszenzen mit Blüten entwickelt, aber nur in relativ schwachem Grade. Jedes Exemplar hatte 3 Infloreszenzen mit 3—4 Ährchen.



Figur 7. *Sedum spectabile.*
Die drei Triebe (Nachkommen eines Individuums) am 12. März 1904 in kleine Töpfe verpflanzt, in die Gewächshäuschen verteilt. *I* im blauen Licht; *II* im gemischten weißen Licht; *III* im roten Licht. Am 30. September 1904 photogr. $^1/_6$ nat. Gr.

In dem gleichen roten Gewächshaus war sowohl 1903 wie 1904 eine *Digitaria* als Unkraut auf den Töpfen aufgegangen und kam zur Entwickelung ihrer Infloreszenz. Im Jahre 1904 war zufällig ein Exemplar von *Nicotiana rustica* zur Keimung im roten

Hause gekommen; sie entwickelte Anfang Oktober eine Anzahl normaler Blüten:

Die gesamte Entwickelung einer Pflanze, wie *Poa annua*, kann in rotem Licht bei Ausschluß der blauvioletten und ultravioletten Strahlen vor sich gehen.

Sehr wahrscheinlich würde aber eine mehrere Generationen hindurch fortgesetzte Kultur im roten Licht auch bei *Poa annua* schließlich zu einem Aufhören des Blühens und später zu einem Absterben führen. Aber für die prinzipielle Frage ist das gleichgültig, es bleibt sicher, daß alle Lebensvorgänge sich innerhalb einer Generation ohne blauviolette und ultraviolette Strahlen normal vollziehen können.

Als Beispiel für die dritte Gruppe will ich, bevor ich zu den Semperviven übergehe, die Versuche mit *Sedum spectabile* anführen. Diese Art hat einen sehr großen Vorteil gegenüber *Sempervivum*, insofern man bei einigermaßen kräftigen Trieben des Frühjahrs vollkommen sicher ist, daß sie im Sommer zum Blühen kommen. Ich stellte zwei Reihen von Versuchen mit *Sedum* 1904 an mit den gleichen wesentlichen Resultaten. Ich führe die eine Versuchsreihe von 1904 an.

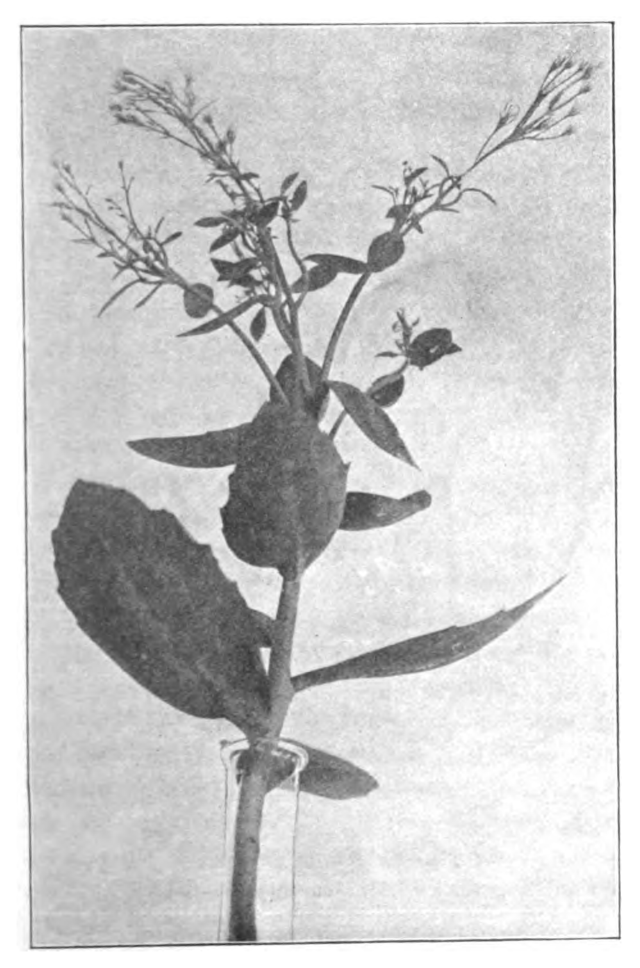
Die Triebe stammten von einem einzigen Individuum ab, das 1903 im Warmbeet kultiviert worden war und den Winter über im geheizten, aber nicht sehr warmen Viktoriahaus gestanden hatte. Im Frühjahr wurde der Stock geteilt, je einer der Triebe in kleine Töpfe verpflanzt und am 12. März in die Häuschen verteilt. Die Photographien (Fig. 7) geben den Zustand der drei Pflanzen aus dem weißen, roten und blauen Licht Ende September wieder, nach $6^1/_2$ Monate dauernder Kultur.

Tabelle IX. *Sedum spectabile.*

Pflanzen des gleichen Stockes, 12. März 1904 in Töpfe verteilt.
Resultat am 30. September 1904.

Standort	Höhe des Stengels	Gesamtzahl der Blätter	Zahl der gemessenen Blätter	Länge der Blätter in cm	Breite der Blätter in cm	Lg / Br	Lg × Br in qcm	Umfang des Blütenstandes in cm	Farbe der Blüten
Weißes Gewächshaus	54	52	13	8	4,5	1,8	36	12 : 11,5	rot
Rotes "	69,5	48	16	8,5	4,1	2	34,8	7 : 6,5	hellrot
Blaues "	49	63	14	5,3	2,2	2,4	11,6	—	—
Frei auf dem Balkon	44	—	13	6,3	3,9	1,6	24,5	8,5 : 7	rot

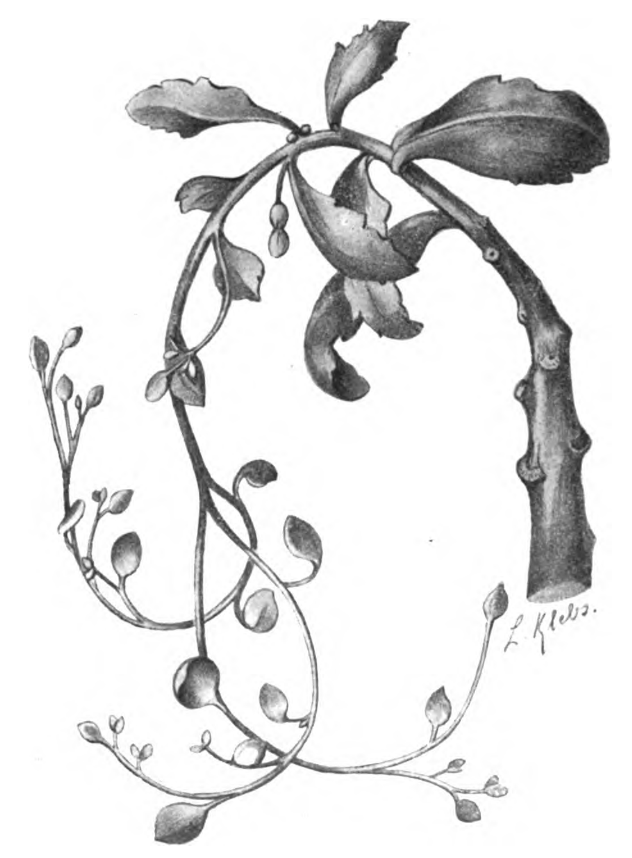
Im blauen Licht (I) war der Trieb nicht zum Blühen gelangt, im roten (III) war er lang gestreckt und trug eine stärker verlängerte, aber blütenärmere Infloreszenz als im weißen Licht (II). Die vorstehende Tabelle gibt Aufschluß über die Länge des Stengels, die Größenverhältnisse der Blätter; ich gebe auch die Messungen für den frei auf dem Balkon stehenden Trieb.



Figur 8. *Sedum spectabile.*
Trieb mit jungen Infloreszenzanlagen am 3. Juni 1904 in 0,2 Knoplösung im blauen Gewächshaus. Am 30. September 1904 photogr. 1/2 nat. Gr.

Nach den Forschungen von Teodoresco (1899, p. 299) erreichen die Blätter verschiedener Pflanzen, unter diesen auch die von *Sempervivum*, im blauen Licht das Maximum ihrer Oberfläche

im Vergleich zu den Blättern im roten und grünen Licht, und nähern sich den im weißen Licht erwachsenen am meisten. Damit stimmen für *Sedum* und auch für andere Pflanzen meine Beobachtungen nicht überein, während diese die Resultate der Versuche bestätigen, die Strohmer und Stift bei Kultur der Zuckerrübe unter farbigen Gläsern in größerem Maßstabe angestellt haben. Denn die



Figur 9. *Sedum spectabile.*
Abgeschnittener Zweig am 27. Juni 1908 im blauen Gewächshaus. Die Spitze war in verzweigte, infloreszenzartige Sprosse ausgewachsen, die keine Blüten, sondern kleine, kurz gestielte Laubblätter trugen. Gez. 1. Sept. 1908. Nat. Gr.

Verfasser (1904, p. 20) geben ausdrücklich an, daß die Pflanzen unter dem blauen Glase die kleinsten Blätter hatten; dann folgten die Blätter unter rotem, dann unter gelbem Licht, die inbezug auf die Blattgröße den Pflanzen unter weißem Glase am nächsten kamen. Auch bewirkten die blauen Strahlen die relativ geringste Zunahme des Gewichtes der Blätter wie der Rübe.

Die für das Folgende wichtigste Tatsache ist das völlige Unterbleiben der Blütenbildung, das sich auch in einer zweiten Versuchsreihe wiederholte, die am 23. April angestellt wurde. Als ich aber am 3. Juni einen Trieb in das blaue Häuschen brachte, gelangte er im September zur Blüte; allerdings bestand die Infloreszenz nur aus wenigen, etwas vergeilten Zweigen mit einer relativ geringen Anzahl von fast weißen Blüten (Fig. 8).

Einen Zeitpunkt wird es nun geben können, wo die Einwirkung des blauen Lichtes gerade dann die Pflanze trifft, wenn die Vorbereitungen zwar für die Bildung der Infloreszenz, aber noch nicht für die der Blüten eingetreten sind. Bei einem Versuch 1903 gelang es mir den richtigen Moment zu treffen. Ich nahm drei Triebe und stellte sie am 27. Juni, wo bereits die Infloreszenzanlage zu bemerken war, bloß in reines Wasser in das blaue Haus; neben der geringen Ernährung durch die Blätter kam noch der Mangel an Nährsalzen hinzu. Alle drei Triebe kamen nicht zur Blüte, nicht einmal zur Anlage von Blütenknospen, sondern erzeugten Triebe, die mit eigentümlichen, sonst nie vorkommenden kleinen, gestielten Laubblättchen besetzt waren. Am deutlichsten war diese Metamorphose der Infloreszenz in einen Laubsproß bei dem abgebildeten Exemplar zu beobachten (Fig. 9).

Sempervivum im roten Licht.

Der Aufenthalt im roten Licht wirkt sehr verschieden ein, je nachdem blühreife oder nicht blühreife Rosetten zum Versuch genommen werden. Man ist in diesen Fällen nie im Zweifel, mit was für Rosetten man experimentiert hat, da nach den Erfahrungen der letzten beiden Jahre mit den verschiedensten *Sempervivum*-Arten die wirklich blühreifen Rosetten tatsächlich zum Blühen im roten Licht gelangen, wenn sie in ihm vom April ab den ganzen Sommer verbleiben.

Die nicht blühreifen Rosetten verhalten sich unter den gleichen Bedingungen bei den einzelnen Arten sehr verschieden. Man kann sie nach ihrem Verhalten im roten Licht in drei Gruppen teilen, die durch Zwischenglieder verbunden sind; ich wähle die typischen Beispiele.

1. Gruppe. Die Rosette streckt sich langsam und bewahrt dabei die rosettenartige Anordnung der Blätter. — *S. Funkii*, *Moggridgii*. Die Rosette von *S. Funkii* streckt sich im Monat 1—2 cm

und erreicht bis zum Oktober in den verschiedenen Versuchen eine Länge von 7—10 cm. Die an der Achse sitzenden Blätter sind relativ groß und frühzeitig epinastisch abwärts gekrümmt. Indem die ältesten Blätter absterben und die Achse hervortreten lassen, nimmt die Pflanze einen eigentümlichen Habitus an (s. Fig. 10).



Figur 10. *Sempervivum Funkii.* Vegetative (nicht blühreife) Rosette, seit 6. Mai 1903 im roten Gewächshaus draußen im Garten. Gez. 4. Sept. 1903. Nat. Gr.

2. Gruppe. Die Rosette streckt sich auch nach mehrmonatlichem Aufenthalt nicht merklich; sie erhöht sich nur durch Bildung neuer Blätter. — *S. albidum, blandum.*

3. Gruppe. Die Rosette streckt sich zu einem langen, ganz locker beblätterten Stengel, an der Spitze keine deutliche rosettenartige Anordnung der Blätter. — *S. acuminatum, Webbianum.*

Am ausgeprägtesten ist das Verhalten bei *acuminatum*, einer Form der *tectorum*-Gruppe. Am 26. Mai eingestellte, sicher nicht blühreife Rosetten, 5 an der Zahl, streckten sich bis zum Ende September zu einer Länge von 26 bis 35,5 cm. Die Blätter sind stets kleiner als die ursprünglichen Rosettenblätter und in verschiedenem Grade epinastisch gekrümmt (vgl. Brenner, 1900, p. 26).

Die blühreifen Rosetten kommen, wie oben bemerkt wurde, im roten Licht zur Entwicklung der Infloreszenz, die bei *S. Funkii* sich von gestreckten Rosetten der nicht blühreifen Exemplare sehr deutlich unterscheidet. An und für sich könnte es möglich sein, auch im roten Licht die Bildung der Blüten völlig zu unterdrücken, wenn der Versuch früh genug angestellt würde. Aber das ist bisher nur bei *Moggridgii* einigermaßen erreicht worden; die vom 18. März ab rot beleuchteten Exemplare von *Funkii* kamen zur Blüte. Ich will einige Versuche genauer besprechen.

Sempervivum Funkii.

Versuch I. Rot, draußen seit 28. März 1903.

Am 21. Juni hatte sich der mit 55 Blättern besetzte Stengel zu einer Länge von 44,5 cm gestreckt, er war ganz schlaff und mußte aufgebunden werden. An der Spitze waren 4 Wickelzweige vorhanden; 3 unterhalb der Gipfelblüte waren an der Basis mit deutlichen Laubblättern besetzt.

Gipfelblüte: D. = 1,8 cm 9 Bl. 18 St. 9 Kp.

Blumenblätter ganz weiß; Staubblätter zum Teil ganz kurz.

2. Blüte: D = 1,6 cm 11 Bl. 22 St. 11 Kp.

Am 27. Juni gingen 6 neue Blüten auf, alle mit 10 Bl., 20 St., 10 Kp. Die Blumenblätter waren ebenfalls weißlich, in einer Blüte die Staubblätter sehr rudimentär.

Die letzten Blütenknospen kamen nicht zur völligen Entfaltung.

Versuch II. Rot, Balkon seit 8. April 1903.

Am 16. Juni blühend; Länge des Stengels = 18,8 cm, mit 42 Blättern besetzt. Die Infloreszenzzweige wenig entwickelt; im ganzen 5 Blüten.

1. Blüte:	14 Bl.	28 St.	14 Kp.
2. „	13 „	24 „	12 „
3.—5. „	11 „	22 „	11 „

Die Blumenblätter waren weißlich mit rötlichem Schimmer, Staubblätter vielfach verkürzt, Karpide in der letzten Blüte wenig entwickelt.

Versuch III. Rot, draußen seit 18. März 1904.

Das sich streckende Exemplar 26. Mai in das blaue Gewächshaus gestellt; am 16. Juni blühend. Länge der Stengel = 31 cm, mit 58 Blättern besetzt; nur 4 Blüten sich öffnend.

1. Blüte:	12 Bl.	11 St.	12 Kp.
2.—4. „	11 „	22 „	11 „

Die Blumenblätter waren fast weiß mit grünlichem Mittelstreif. Die Antheren waren klein, zum Teil normal aufgesprungen; die Karpide neigten ihre Schnäbel nach der Mitte zu.

Versuch IV. Rot, draußen 3 Exemplare seit 25. April 1903.

a) am 13. Juni Stengellänge 24 cm, mit 40 Blättern; neben der Gipfelblüte 2 kleine Infloreszenzzweige; 3 Blüten offen.

1. Blüte:	D. = 2,3 cm	12 Bl.	24 St.	12 Kp.
2. „	D. = 2,3 „	11 „	22 „	11 „
3. „	D. = 2,1 „	12 „	23 „	11 „

Die Blumenblätter der Gipfelblüte hellrot, aber ohne Mittelstreifen, die der anderen Blüten mehr weißlich.

b) am 13. Juni Länge 19 cm, mit 30 Stengelblättern; 3 Infloreszenzzweiglein;

1. Blüte:	D. = 2,3 cm	13 Bl.	26 St.	13 Kp.
2. „	D. = 2 „	10 „	20 „	10 „
3. „	D. = 2,2 „	10 „	20 „	10 „
4. „	D. = 2,1 „	11 „	22 „	11 „

Die Blumenblätter wie bei a.

c) Am 23. Juni Länge 38 cm, mit 56 Stengelblättern. Im ganzen 7 Blüten, wenig entfaltet, nicht genauer untersucht.

Versuch V. Rot, Balkon seit 1. Mai 1904.

Die Rosette befand sich auf einem Glase mit 1% Knoplösung. Am 26. Juni Länge des völlig schlaffen Stengels 22 cm; im ganzen 4 Blüten.

1. Blüte:	D. = 2 cm	11 Bl.	22 St.	11 Kp.
2. „	D. = 1,9 „	10 „	20 „	10 „
3. „	D. = 1,9 „	10 „	20 „	10 „
4. „	D. = 1,8 „	11 „	22 „	11 „

Sempervivum Funkii. Sippe II.

Versuch VI. Rot, draußen seit 1. Mai 1904.

3 Exemplare; am 16. Juni blühend, dann die Infloreszenzen in verschiedenem Grade abgeschnitten für andere Versuche.

a) 16. Juni. Länge 21 cm.

1. Blüte:	D. = 2,1 cm	13 Bl.	26 St.	13 Kp.
2. „	D. = 1,9 „	11 „	22 „	11 „
3. „	D. = 1,9 „	12 „	24 „	12 „

b) 16. Juni. Länge 25 cm.

1. Blüte:	D. = 2 cm	12 Bl.	24 St.	12 Kp.
2. „	D. = 1,8 „	12 „	24 „	12 „
3. „	D. = 1,8 „	11 „	22 „	11 „

c) 16. Juni. Länge 19 cm.

1. Blüte:	D. = 2,1 cm	11 Bl.	22 St.	11 Kp.
2. „	D. = 1,9 cm	11 „	22 „	11 „

Versuch VII. Rot, Balkon seit 11. Mai 1904.

Länge des Stengels 19,5 cm; blühend vom 9. Juni bis 21. Juni.

1. Blüte:	D. = 2,3 cm	15 Bl.	30 St.	15 Kp.
2. „	D. = 2,2 „	12 „	24 „	12 „
3. „	D. = 2 „	11 „	22 „	11 „
4. „	D. = 2,1 „	10 „	20 „	10 „
5. „	D. = 2 „	12 „	24 „	12 „
6. „	D. = 1,9 „	11 „	22 „	11 „
7. „		11 „	22 „	11 „

Die Blumenblätter hellrosa ohne Mittelstreifen, alle Organe normal.

Zum Vergleich gebe ich auch einen Versuch mit einer großen doppelwandigen Glocke, die mit s.-chromsaurem Kali gefüllt war. Das Spektrum unterscheidet sich hauptsächlich dadurch, daß mehr Grün hindurchgeht als beim roten Glase.

Versuch VIII. Rote Glocke, seit 13. Mai 1903.

Rosette auf einem Glase mit Wasser; Länge = 13 cm mit 35 Blättern; blühend vom 23. Juni bis 4. Juli; 15 Blüten gezählt.

1. Blüte:	D. = 2,7 cm	11 Bl.	22 St.	11 Kp.
2.—14. „	D. = 2,6—2,1 cm	10 „	20 „	10 „

Bei allen 15 Blüten die Blumenblätter weißlich mit schwächerem rötlichem Schimmer, an der Basis deutlicher rot. Alle Organe normal.

Andere *Sempervivum*-Arten.

Eine große Anzahl Arten resp. Rassen der *tectorum*-Gruppe wurde in dem roten Häuschen während der beiden letzten Jahre geprüft. Die *tectorum*-Formen mit den großen nahrungsreichen Rosetten blühten im allgemeinen reichlicher als *Funkii*, dabei ganz normal mit Ausnahme der Blumenfarbe, die bald mehr, bald weniger geschwächt wurde. *S. Moggridgii*, *tomentosum* verhielten sich ganz wie *Funkii*. Ich gebe einige Versuche mit *Moggridgii* zum Beweise näher an.

Sempervivum Moggridgii.

Versuch IX. Rote Glocke (s.-chromsaures Kali).

Am 8. Juni 1903 auf Wasser; 25. Juni Anfang des Blühens; im ganzen 15 offene Blüten, davon 13 gezählt.

1.	Blüte:	D. = 2,8 cm	11 Bl.	22 St.	11 Kp.
2.	„	D. = 2,6 „	10 „	20 „	10 „
3.—13.	„	D. = 2,6—2,2 cm	11 „	22 „	11 „

Die Blumenblätter waren bei diesen Exemplaren lebhaft rot gefärbt, die Blüten in allen Beziehungen normal.

Versuch X. Rot, Balkon.

Am 21. März 1904 in Erde; am 2. Juli blühend; Länge 39 cm mit 54 Stengelblättern. Die Infloreszenzzweige ganz kurz mit kleinen, kaum entfalteten Blütenknospen mit weißlichen Blumenblättern.

Versuch XI. Rot, draußen seit 18. März 1904.

Am 2. Juli Länge 33 cm. An der Spitze eine Anzahl Infloreszenzzweige mit kleinen grünlichen Knospen. Nur die Gipfelblüte öffnete sich mit 11 grünlich weißen Blumenblättern, 22 Staubblättern, die sämtlich ganz kurz waren und weißliche unfertige Antheren hatten, und mit 11 grünen Karpiden.

Versuch XII. Rot, Balkon seit 8. Juni 1904.

Rosette auf einem Glas mit Wasser; am 31. Juni Länge = 25 cm.

1.	Blüte:	D. = 2,8 cm	12 Bl.	24 St.	12 Kp.
2.—3.	„	D. = 2,6 „	10 „	20 „	10 „
4.—11.	„	D. = 2,6—2,3 cm	11 „	22 „	11 „

Die Blüten sind ganz normal gebaut.

Die Kultur von *Sempervivum Funkii*, *Moggridgii* u. a. im roten Licht hat eine relativ sehr geringe Bedeutung für die Blütenbildung bei solchen Rosetten, die kurz vor der Streckung stehen (vergl. Versuch VII, VIII, IX, XII). Der Stengel ist etwas vergeilt, aber kann sich noch aufrecht erhalten, er erzeugt an seiner Spitze die Wickel mit typisch gebauten Blüten, bei denen höchstens die Farbe etwas geschwächt sein kann.

Wenn dagegen blühreife Rosetten in einem früheren Stadium, z. B. von März ab, dem roten Licht ausgesetzt werden, so ist die Wirkung viel tiefer eingreifend; vergl. bes. Versuch I, III, X, XII.

Dann findet eine sehr starke Vergeilung des Stengels statt, der eine Länge von 30—44 cm erreichen kann und völlig schlaff ist. Im Zusammenhang damit steht die relativ geringe Ausbildung der endständigen Wickel und ihrer Blüten, die in dem Versuch mit *Moggridgii* bis auf die Gipfelblüte zu keiner Entfaltung kamen. Die entfalteten Blüten zeigen eine Abnahme des Durchmessers, sehr starke Schwächung der Farbe bis zum Verschwinden des Rots, Auftreten von Grün; das Androeceum weist mancherlei Verkümmerungs-Erscheinungen auf, während der allgemeine Bau, die Zahlenverhältnisse der Glieder durchschnittlich typisch bleiben.

Sempervivum im blauen Licht.

Die Resultate der Versuche mit *Sedum spectabile* (s. S. 207) stimmen im wesentlichen überein mit denjenigen, die an *Sempervivum*-Arten im blauen Licht festzustellen sind. Frühzeitig darin kultivierte blühreife Rosetten gelangen nicht zum Blühen. Aber bei ihnen tritt uns eine gewisse Schwierigkeit der Beurteilung entgegen, die mit dem verschiedenen Verhalten der blühreifen und nicht blühreifen Rosetten zusammenhängt. Im roten Licht haben wir einen charakteristischen Unterschied wenigstens für *S. Funkii* und *Moggridgii* kennen gelernt. Auch im blauen Licht zeigt sich ein Unterschied, aber nicht so auffällig, daß jeder Zweifel in allen Fällen ausgeschlossen wäre.

In den für die Blütenentfaltung entscheidenden Monaten April, Mai pflegen nicht blühreife Rosetten von *Funkii* im blauen Licht sich nicht zu strecken, die blühreifen sehr deutlich. Aber bei längerem Aufenthalt findet doch eine allmähliche Streckung statt und zwar in der Form, wie sie von Wiesner und Brenner für *tectorum*-Rassen im Dunkeln beobachtet worden ist. Der Stengel ist locker mit relativ kleinen Blättern besetzt; die Vergeilung ist daher bei *S. Funkii* im blauen Licht eine andere als im roten Licht. Ist die blühreife Rosette nicht sehr nahrungsreich, so wird auch ihre Streckung sich solcher nicht blühreifer annähern, und man kann dann nicht eine sichere Entscheidung treffen. Denn schließlich liegt nach meiner Auffassung der Unterschied von blühreifen und nicht blühreifen Rosetten nicht in der Qualität, sondern nur in der Quantität besonders der Konzentration der Nährstoffe (Klebs 1904, S. 546).

In der folgenden Tabelle gebe ich die Resultate der Versuche mit anscheinend oder ganz sicher nicht blühreifen Rosetten.

Tabelle X.

Verhalten nicht blühreifer Rosetten im blauen Licht.

Nr.	Species	Anfang des Versuches	Ende des Versuches	Verhalten der Achse
1	*Funkii*	30. April 1904	16. Juni 1904	nicht gestreckt
2	„	„	„	„ „
3	„	„	„	„ „
4	„	„	„	„ „
5	„	21. April 1904	14. Juli 1904	gestreckt um 2 cm
6	„	8. Mai 1904	„	nicht gestreckt
7	„	13. Mai 1904	„	nicht gestreckt, bis zum 12. Oktober 1904 gestreckt auf 7,8 cm
8	„	11. Mai 1904	12. Oktober 1904	gestreckt auf 5 cm
9	*Moggridgii*	13. Mai 1904	14. August 1904	gestreckt auf 2 cm, bis zum 12. Oktober auf 4,5 cm

In den Versuchen vom April trat im Mai, Juni keine merkliche Streckung ein; sie war erst nach einem Aufenthalt von fünf Monaten deutlicher, aber auch dann nur gering. Eine stärkere Streckung oder eine gleich im Mai und Juni bemerkbare halte ich für ein Zeichen des blühreifen Zustandes.

Ich gehe jetzt auf die Versuche mit den blühreifen Rosetten ein.

Sempervivum Funkii.

Versuch I. Blau, Balkon seit 8. April 1903.

Der Stengel streckte sich im Laufe des Mai und Juni; am 10. Juni erreichte er eine Länge von 10,4 cm, am 4. Juli eine solche von 18 cm. Von jetzt ab wuchs er nur noch sehr langsam weiter bis zum Ende September. Länge 20 cm; dann starb er allmählich von der Basis aus ab. Den Habitus Anfang Juli gibt die Figur 11 wieder; man sieht die epinastisch zurückgebogenen und eingekrümmten Blätter, die bleichgrün waren und an der Spitze schwach rosettenartig zusammenstanden.

Versuch II. Blau, Balkon seit 22. März 1904.

Der Stengel streckte sich im Mai und Juni, aber viel schwächer; er erreichte am 21. Juni eine Länge von 6,5 cm, am 14. Juli von 7 cm und starb dann bald ab. Der Nahrungsvorrat war augenscheinlich relativ klein.

Versuch III. Blau, Balkon seit 30. April 1904.

3 Exemplare, sich streckend:

a) am 12. Juli Länge des Stengels 10 cm, die Spitze abgestorben;

b) am 12. Juli Länge = 12 cm. An der Spitze saß eine einzige grüne Blütenknospe, die nicht zur Entfaltung gelangte;

c) am 16. Juli Länge = 12,5 cm. Eine einzige offene Blüte, Durchm. = 2,5 cm. 15 schmale, schwach rötliche Blumenblätter, 30 Staubblätter, einige mit normal aufgesprungener Anthere, 15 grüne Karpide, deren Griffel alle nach der Mitte eingebogen waren.

Es fanden sich außerdem ein paar Knöspchen, die nicht zur Entfaltung gelangten.



Figur 11.
Sempervivum Funkii.
Blühreife Rosette, am 8. April 1903 in das blaue Gewächshaus gestellt; gezeichnet am 2. Juli. ³/₄ nat. Gr.

Versuch IV. Blau, Balkon seit 16. Mai 1904.

Am 7. Juni Stengel gestreckt auf 14 cm, 2 Blüten offen:

1. Blüte 12 Bl. 24 St. 11 Kp.

Die Blumenblätter gelblichweiß, gegen die Basis rötlich, Staubblätter unreif; Karpide grün mit kurzen Griffeln.

2. Blüte 10 Bl. 20 St. 10 Kp.

Blumenblätter wie bei 1; 4 Staubblätter verkümmert.

Am 16. Juni 2 neue Blüten offen:

3. Blüte 12 Bl. 24 St. 12 Kp.
4. „ 10 „ 20 „ 10 „

Die Blumenblätter grünlichweiß; nur bei Lupenbetrachtung vereinzelte rote Zellen, Staubblätter aufgesprungen, aber ohne deutlichen Pollen.

Versuch V. Blau seit 19. Mai 1904, 2 Exemplare.

a) am 12. Juni, Länge 9,5 cm.

1. Blüte	12 Bl.	20 St.	10 Kp.

Die Blumenblätter in der oberen Hälfte weiß, in der unteren rötlich, ungleich groß; 4 kleiner als die übrigen. Von den Staubblättern 15 normal, 5 mit verkümmerten Antherenköpfchen. Außer dieser Blüte fanden sich noch eine zweite sich nicht öffnende und eine verkümmerte Knospe vor.

b) am 12. Juni, Länge 10 cm.

Die Spitze war abgestorben; daneben hatte sich eine Blütenknospe gebildet, die aber nicht zur Entfaltung kam.

Sempervivum Funkii. Sippe II.

Versuch VI. Blau seit 22. März 1904.

Der Stengel streckte sich bis zum 21. Juni auf 6,1 cm, ohne zu blühen; an dem Tage wurde die Kultur frei auf den Balkon gestellt und bildete hier in kurzer Zeit eine Endrosette. Am 23. Juli wurde die Pflanze wieder in das blaue Gewächshaus gebracht und blieb bis zum Oktober darin, um 2 cm sich noch streckend.

Versuch VII. Blau seit 21. April 1904.

Der Stengel streckte sich bis zum 14. Juli auf 15,5 cm und bildete an seiner Spitze eine einzige offene Blüte; D. = 1,9 cm, 11 Blumenblätter hellrot mit grünlichem Mittelstreifen, 22 relativ kurze Staubblätter mit Pollen, 11 grüne kurzgriffelige Karpide.

Versuch VIII. Blau seit 26. Mai.

Die Rosette, die sich eben zu strecken begann, auf ein Glas mit 1% Knoplösung. Am 9. Juni Streckung bis auf 18 cm. 3 Blüten offen:

1. Blüte	14 Bl.	28 St.	14 Kp.
2. „	12 „	24 „	12 „
3. „	12 „	24 „	12 „

Blumenblätter hell rosa, oben Mittelstreif. Antheren aufgesprungen mit relativ wenig Pollen. Am 16. Juni 6 Blüten offen:

4.—6. Blüte	11 Bl.	22 St.	11 Kp.
7. „	12 „	24 „	12 „
8.—9. „	10 „	20 „	10 „

Blumenblätter schwach rötlich; Staubblätter teils mit geschlossenen, teils mit aufgesprungenen Antheren, — diese vielfach klein und mit wenig Pollen versehen.

Versuch IX. Blaue Glocke mit Kupferoxydammoniak seit 13. Mai 1903.

Rosette auf Wasser.

Die Pflanze verhielt sich, obwohl sie von mir für blühreif gehalten wurde, verschieden von den sonst im Mai dem blauen



Figur 12. *Sempervivum Funkii*, Sippe II.
Seit 14. Mai 1903 auf einem Glase Wasser unter eine blaue, doppelwandige Glocke mit Kupferoxydammoniak. Gez. 25. Juli 1903. Nat. Gr.

Licht ausgesetzten Rosetten. Sie streckte sich im Laufe des Juni und Juli sehr langsam bis auf 5 cm und gelangte überhaupt nicht zum Blühen, wie die im März und April blau kultivierten Exemplare (s. Fig. 12). Dafür entwickelte sie Ausläufer, die bei blühreifen Rosetten im allgemeinen selten sind und auch bei nicht blühreifen sich im blauen Licht nicht bilden. Sie waren jedenfalls

bereits vor dem Versuch angelegt und streckten sich im blauen Licht. Am 27. Juli wurde die Pflanze in das rote Häuschen draußen gestellt. Hier wuchs die Hauptachse bis zum Anfang Dezember noch langsam bis auf 8 cm; die Ausläufer wuchsen noch stärker bis auf 7,8 und 10,2 cm. Auch sie kamen nicht dazu, eine Endrosette zu bilden, sondern blieben Ausläufer, während sie an den gewöhnlichen Standorten schon in den ersten Wochen nach ihrer Entstehung zur Rosettenbildung übergehen.

Diese Pflanze befand sich augenscheinlich in einem interessanten Zwischenstadium von blühreifer und nicht blühreifer Rosette. Sie war nahrungsreich genug, um sich zur normalen Blütezeit in ihrer Hauptachse zu strecken, besaß aber doch nicht die richtige Konzentration der Säfte, um Blütenanlagen zu bilden. Die Entwicklung der Ausläufer in Verbindung mit der Wirkung des blauen Lichtes führte dann die Pflanze wieder ganz in das vegetative Leben zurück.

Sempervivum Moggridgii.

Versuch XII. Blau seit 22. März 1904.

Bis zum 14. Juli streckte sich der Stengel auf 9,3 cm, ohne zu blühen und ohne Endrosette.

Versuch XIII. Blau seit 21. April 1904.

Bis zum 14. Juli streckte sich der Stengel bis auf 13 cm; er trug weder Blüten noch Endrosette.

Versuch XIV. Blau seit 8. Juni 1904.

Die Rosette auf Wasser. Normale Entwicklung der Infloreszenz bis zum 31. Juni; Entfaltung von 17 normalen Blüten mit den Zahlen der Glieder 12, 11 und 10.

Andere *Sempervivum*-Arten.

Verschiedene *Sempervivum*-Arten, namentlich Formen der *tectorum*-Gruppe, interessierten mich in bezug auf die Frage, welchen Einfluß eine Kultur im blauen Licht von den Frühjahrsmonaten ab auf die Entwicklung blühreifer Pflanzen ausübt. Ende Mai oder im Juni eingesetzte Pflanzen entfalteten in wesentlich normaler Weise ihre Blüten. Die Frage war hier noch etwas schwieriger zu beantworten als bei *Funkii*, da das Verhalten der nicht blühreifen Rosetten auffallender war.

Entgegen den bisher bekannten Erfahrungen zeigte sich, daß das blaue Licht bei manchen Arten noch stärker eine Streckung der Achse herbeiführt als das rote Licht. Denn zB. Rosetten von *S. albidum*, die weder im Dunkeln noch im roten Licht nach mehrmonatlichem Aufenthalt ihre Achsen verlängerten, taten dies bei längerer Kultur in blauem Licht.

Zwei Exemplare von *albidum*, die sich vom 30. April 1904 bis 12. Oktober darin befanden, erreichten, besonders in der zweiten Hälfte des Sommers sich streckend, eine Länge von 12 bezw. 13 cm. Ein drittes Exemplar streckte sich vom 22. März bis 14. Juli bereits um 8 cm. Da die Infloreszenzen dieser Art im Garten eine Länge von 22—30 cm erreichen, ist es sehr unwahrscheinlich, daß die Rosetten bei den Versuchen blühreif waren. Außerdem sind die Blätter der im blauen Licht vergeilten Exemplare immer relativ klein. Aber die Entscheidung bleibt unsicher.

Deutlicher erkennt man den Unterschied bei dem Versuch mit *S. Reginae-Amaliae*. Ich nahm eine aus 5 Rosetten zusammengesetzte Pflanze und stellte sie am 25. April 1904 in das blaue Haus. Am 14. Juli zeigte sich

die 1. Rosette gestreckt auf 22 cm,
„ 2. „ „ „ 7 „
„ 3. „ „ „ 7 „
„ 4. „ „ „ 5 „
„ 5. „ „ „ 4 „

Auch die erste sicherlich ursprünglich blühreife Rosette bildete einen locker beblätterten, rein vegetativen Stengel ohne Blüte und auch ohne Endrosette und war nur durch ihre Länge von den andern gestreckten Rosetten verschieden.

Mich führen diese und andere Beobachtungen zu dem bereits vorher ausgesprochenen Satz, daß das Streckungsvermögen in einem Zusammenhange mit der Quantität, vor allem der Konzentration der Nährstoffe steht. Die blühreife Rosette erreicht nur den höchsten Grad in dieser Beziehung; es gibt verschiedene Abstufungen, auf denen das verschiedene Verhalten der Rosetten des gleichen Individuums wie bei *S. Reginae-Amaliae* beruht. Auf die absolute Menge kann es hierbei nicht ankommen. Denn bei andern Arten, zB. dem echten *tectorum*, bei *triste*, *Mettenianum* bemerkte ich, daß die ganz jungen, kleinen Rosetten sich schon im Dunkeln oder im roten Licht sehr leicht strecken.

S. Reginae-Amaliae zeigte 1903 eine andere interessante Erscheinung bei der Kultur im blauen Licht. Eine sehr kräftige, von mir für blühreif gehaltene Rosette wurde am 8. April hereingestellt. Bis zum 24. Juli hatte sich die Achse auf 8 cm gestreckt und begann dann in der zweiten Hälfte des Sommers an ihrer Spitze eine Gruppe von 4 Rosetten zu bilden. Nun kommt niemals eine Rosettenbildung am Ende des sich streckenden Stengels blühreifer oder nicht blühreifer Rosetten im blauen Licht vor. Ich habe früher (Klebs 1904, p. 260) an eine Metamorphose von Seitensprossen gedacht; wahrscheinlich war aber die Spitze abgestorben und es erfolgte darauf ein vegetativer Regenerationsprozeß.

Die Erfahrungen besonders mit *S. Funkii* und *Moggridgii* lehren, daß bei Ausschluß der rotgelben Strahlen und intensiver Beleuchtung mit den blauvioletten Strahlen völlig blühreife Rosetten nicht zur Blütenbildung gelangen, sondern rein vegetativ fortwachsen. Es kommt nur darauf an, daß die Rosetten früh genug im März und April dem blauen Licht ausgesetzt werden (vgl. Versuch I, II, VI, XII, XIII). Ende April oder Anfang Mai eingestellte Rosetten gelangen zur Bildung einer einzigen oder ganz weniger Blüten (Versuch III, VII). In späterer Zeit, Mitte oder Ende Mai, Anfang Juni begonnene Versuche (s. IV, V, VIII, XIV) führen zur Entfaltung blühender Infloreszenzzweige. Die Blüten, deren Bauverhältnisse typisch sind, zeigen anfangs statt des normalen lebhaften Rot grünliche oder weißliche Färbung; das Androeceum weist ähnlich wie im Dunkeln und roten Licht am auffälligsten Verkümmerungserscheinungen auf.

Auf die von Sachs (1887) angeregte und sehr bestimmt beantwortete Frage nach dem Einfluß der ultravioletten Strahlen will ich nicht näher eingehen (vgl. auch de Candolle 1882). Meine auf Grund eigener Versuche (1901 und 1902) mit *Lobelia* gewonnenen Erfahrungen widersprachen der Behauptung von Sachs, daß die ultravioletten Strahlen eine spezifische Bedeutung für die Blütenbildung der Phanerogamen besitzen. Montemartinis Versuche (1903) führen zu dem gleichen negativen Ergebnis. Die in dieser Arbeit erwähnten Versuche mit den roten und blauen Gewächshäuschen bestätigen meine Auffassung in vollstem Maße. Denn in einfachen Fällen kann eine Pflanze ihre gesamte Entwicklung bei Ausschluß nicht bloß der ultravioletten, sondern auch

der sichtbaren blauen und violetten Strahlen durchlaufen. Damit ist die Frage, ob und in welchem Grade die ultravioletten Strahlen einen Einfluß auf irgend einen Lebensvorgang ausüben, natürlich keineswegs erledigt (s. auch p. 223). Vorläufig erscheint diese Frage lange nicht so wichtig wie die nach dem Einfluß der blauvioletten Strahlen, — eine Frage, die leider trotz aller Bemühungen noch so wenig geklärt ist.

Über das Verhältnis von rotem und blauviolettem Licht.

Die fundamentale Tatsache, die von Draper, Sachs, Pfeffer, Engelmann und vielen andern Forschern festgestellt worden ist, besteht in dem Nachweis, daß die schwächer brechbaren Strahlen, die rotgelben, für die Assimilation der Kohlensäure von größerer Bedeutung sind als die blauvioletten. Es herscht nur darüber Streit, in welchem Bezirk des Spektrums das Maximum der Wirkung liegt (vergl. Pfeffer 1897, p. 325 u. f.). Nach Josts (1904, p. 155) Zusammenstellung befindet sich das Maximum:

nach	Pfeffer	zwischen	C	und	D	$\lambda = 655—590\ \mu\mu$
„	Reinke	„	a	„	B	$\lambda = 720—685$ „
„	Engelmann	„	B	„	C	$\lambda = 685—655$ „

Nach der spektroskopischen Untersuchung des zum Versuch benutzten roten Glases wurden alle die Strahlen, die nach diesen Forschern eventuell die maximale Wirkung ausüben, durchgelassen.

Von dem Maximum nimmt mit abnehmender Wellenlänge die Kohlensäurezersetzung ab (Pfeffer l. c. p. 326); jedoch hat Engelmann (1883 u. 1884) mit Hilfe seiner Bakterienmethode ein zweites, wenn auch kleineres Maximum im Blau (bei F $\lambda = 500\ \mu\mu$) beobachtet, das von Pfeffer nicht bestätigt werden konnte. Neuerdings ist Kohl (1897, p. 111 u. p. 362) wieder lebhaft für die Existenz dieses zweiten Maximums eingetreten (bei Blau λ 490 bis 430), und er berechnet, daß die Gesamtwirkung des Blau nur wenig hinter der des Rot zurücktritt, etwa 40 % der Totalwirkung des weißen Lichtes ausmacht; der Anteil des Rot beträgt etwa 50 %.

Wie nun auch die Entscheidung dieser Streitfrage ausfallen möge, die praktischen Versuche Wochen und Monate hindurch sprechen lebhaft für die Auffassung Pfeffers. Hinter blauem Glase findet eine gewisse Assimilation statt, und am klarsten geht

diese Tatsache aus den Versuchen von Strohmer und Stift (1904) mit der Zuckerrübe hervor. Sie folgt auch aus meinen Versuchen, in denen *Sedum, Sempervivum* den ganzen Sommer hindurch leben und wachsen. Aber zweifellos muß die Assimilation im blauen Licht viel schwächer sein als im roten; darin besteht meiner Meinung nach überhaupt der entscheidende Unterschied der beiden Lichtarten.

Mit Hilfe der Sachsschen Stärkeprobe habe ich die Blätter von *Veronica Chamaedrys, Torenia Fournieri, Sedum spectabile* geprüft, nachdem die Pflanzen bereits mehrere Wochen im roten resp. blauen Licht gestanden hatten. Die Versuche wurden am Nachmittag einiger sonniger Junitage ausgeführt. Das Resultat war ganz eindeutig. Die Pflanzen der weißen Häuschen hatten nach der Jodbehandlung tiefschwarze Blätter, die des roten Lichtes bräunlich-schwärzliche bis gelb-schwarzfleckige, die des blauen Lichtes nur gelbe Blätter.

Die Stärkeansammlung ist kein direktes Maß der Assimilation, sie gibt nur den Überschuß an, der von der Gesamtproduktion nach Abzug der durch Atmung, Wachstum usf. verbrauchten Menge übrig bleibt. Im roten Licht ist aber der Verbrauch wegen des lebhaften Wachstums stärker als im blauen Licht, und doch ist in ihm noch ein Überschuß vorhanden, während im blauen Licht ein solcher nicht nachweisbar ist. Daher ist es begreiflich, daß alle solche raschlebigen Pflanzen, wie die einjährigen, so schnell im blauen Licht kränkeln und verhungern, während sie im roten Licht den ganzen Sommer aushalten. Aus meinen Versuchen muß ich überhaupt folgern: Die rotgelben und blauvioletten Strahlen üben keine irgendwie spezifische Wirkung auf die Blütenbildung aus, sondern sie bedeuten nur verschiedene Grade der Ernährungsschwächung im Vergleich zu dem gemischten weißen Licht.

Deshalb versteht man auch, warum der Entwickelungszustand bei Pflanzen, wie *Sedum* und *Sempervivum*, so wesentlich für die Wirkung des blauen und roten Lichtes ist; sie verändert sich mit dem Zeitpunkt, in dem der Versuch im Frühjahr angestellt wird. *Sempervivum Moggridgii* bildete, seit 21. März im roten Licht kultiviert, auch in diesem keine offenen Blüten, *S. Funkii* (seit 15. März) nur ganz wenige. Die Blütenzahl steigert sich, je später der Versuch gemacht wird. Genau das Gleiche gilt für das blaue Licht, nur daß wegen der stärkeren Schwächung der Ernährung

noch Ende April dem blauen Licht ausgesetzte blühreife Rosetten nicht zum Blühen gelangen; ganz allgemein muß man, um im roten und blauen Licht ungefähr das gleiche Resultat zu erhalten, die Pflanzen um eine gewisse Zeit später in das blaue als in das rote Licht versetzen oder umgekehrt früher in das rote als in das blaue.

Eine zweite wichtige Funktion der Pflanzen betrifft die Transspiration, durch die nicht bloß direkt die Wasserdampfabgabe, sondern auch der gesamte Gaswechsel reguliert wird. Nach den eingehenden Untersuchungen von Wiesner (1877) leisten die am meisten leuchtenden Strahlen (orange und gelb) für die Transpiration weniger als die roten und besonders die blauen, die von dem Chlorophyll fast vollständig absorbiert werden. Wiesner nimmt an, daß die absorbierten Lichtstrahlen in Wärme umgesetzt werden und dadurch die Transpiration erhöhen. Andere Forscher, wie Comes, Henslow (vergl. Burgerstein 1904, p. 100 usw.) bestätigen, daß im blauen Lichte das Maximum der Transpiration liegt.

Da nach allen Erfahrungen die Transpiration die Blütenbildung befördert (Klebs 1904, p. 549), so würde der Aufenthalt im blauen Licht an und für sich dem Prozeß förderlich sein. Aber demgegenüber steht die Tatsache, daß durch starke Hemmung der Wärmestrahlen die Temperatur im blauen Licht geringer ist als im roten, in der Sonne um eine ganze Anzahl Grade (bis zu 5° C.) weniger beträgt. Für den großen Unterschied der Wirkungen beider Lichtarten kann die Differenz in der Transpiration kaum in Betracht kommen.

Eine andere Frage ist, ob nicht die blauvioletten und ultravioletten Strahlen eher eine schädliche Wirkung ausüben, sobald sie vom Rot getrennt auf die Pflanzen wirken. Solche Wirkungen, besonders der ultravioletten Strahlen auf die Bakterien, sind in neuerer Zeit seit Finsen sehr bekannt und werden zu Heilungszwecken verwendet. Solche Wirkungen sind auch in der interessanten Arbeit von Hertel (1904) näher verfolgt worden. Beim Vergleich farbloser und grüner Paramaecien stellte sich heraus, daß die schädigende Wirkung der ultravioletten Strahlen, die Hertel auf deren reduzierende Tätigkeit zurückführt, bei Beleuchtung der grünen Infusorien viel später eintrat als bei den farblosen. Auch bei der Plasmaströmung von *Elodea* wirkte die Beleuchtung dem schädigenden Einfluß der ultravioletten Strahlen entgegen. Hertel kommt zu dem Schluß (1904, p. 32), „daß die an die Belichtung der Chlorophyllkörperchen gebundene Assimilation, speziell die Ab-

spaltung von Sauerstoff aus der aufgenommenen Kohlensäure, die schädigende Wirkung der verwendeten ultravioletten Strahlen aufhielt."

Es wäre also möglich, daß bei Einschränkung der Assimilation im blauen Licht die violetten und noch stärker die ultravioletten Strahlen in der Tat einen schädigenden Einfluß auf die Pflanzen ausübten, der das oft relativ schnelle Absterben und überhaupt das schwache Wachstum mitbedingen könnte. Bei *Sedum* und *Sempervivum* scheint allerdings dieser Einfluß doch nur gering zu sein. Das wichtige Problem der Wirkung der roten und blauen Strahlen will ich jedoch nicht weiter berühren.

3. Versuche mit lateralen Infloreszenzen.

Unter lateralen Infloreszenzen verstehe ich solche, die aus den Blattachseln des Stengels oder aus denen der ursprünglichen Rosette hervorgehen. Unter den gewöhnlichen Kulturbedingungen kommen solche lateralen Blütenzweige überhaupt bei *S. Funkii* nicht vor oder sie finden sich bei Arten wie *Moggridgii* nur in den obersten Blattachseln dicht unter den terminalen Wickeln. Man kann die Bildung lateraler Infloreszenzen auf verschiedenem Wege hervorrufen; immer kommt es darauf an, eine genügende Nahrungsmenge nach den Blattachseln zu leiten. Man kann dies auf folgende Weise erreichen:

1. Durch vorhergehende sehr kräftige Ernährung der Rosette und darauffolgende sehr günstige Blütenbedingungen, Einschränkung des vegetativen Wachstums, Licht, Trockenheit usw.

Ein solches Beispiel ist früher genau beschrieben worden (s. p. 175); die lateralen Infloreszenzen waren zum Teil sehr reichblütig, die Blüten selbst durchaus normal.

2. Durch Abschneiden der Hauptinfloreszenz, sei es bloß an der Spitze oder bis zur Basis. Wird einer jungen gestreckten Infloreszenz die Spitze abgeschnitten, so entwickeln sich aus den obersten Blattachseln neue Infloreszenzzweige, die unter normalen Blütenbedingungen auch typische Blüten erzeugen. Solche Versuche sind besonders mit *tectorum*-Formen von mir angestellt worden. Für unsere Aufgabe viel wichtiger sind die Versuche, in denen bei bereits blühenden Exemplaren die Gesamtinfloreszenz weggeschnitten

wird, so daß dann die neuen Infloreszenzzweige aus den Achseln der Rosettenblätter entstehen.

3) Durch Kultur in relativ feuchter Luft in Verbindung mit mehr oder weniger fortdauernder Ernährung.

Ein Abschneiden der Infloreszenzachse oder irgend eine Verletzung von ihr ist ganz unnötig, um die Bildung der lateralen Zweige zu veranlassen. Sowie nur die Rosette vorher gut genug ernährt war oder während des Versuches weiter ernährt wird, besonders durch die frisch bleibenden Stengel- und Rosettenblätter, so bilden sich nach Abblühen der terminalen Wickel aus dem vorhandenen Nahrungsüberschuß die lateralen Zweige.

Indem man mit Hilfe der genannten Methoden eine völlige Neubildung von Blüten an verschiedenen Orten der Stengelachse hervorrufen kann, ist die Möglichkeit gegeben, in den allerersten Stadien der Blütenbildung mit Hilfe äußerer Einwirkungen einzugreifen und tiefgehende Variationen zu erzeugen. Kein Versuch dieser Art ist ganz erfolglos gewesen, wenn man auch bestimmte Erfolge noch nicht genau bezeichnen kann.

Ich gebe die Resultate der Versuche in Form von Tabellen, in denen die Zahl der drei Blütenglieder, Blumenblätter = Bl., Staubblätter = St., Karpide = Kp., angegeben ist. Ich habe die Blüten mit einer 10fachen Vergrößerung untersucht. Gewisse Schwierigkeiten der Feststellung ergeben sich bei starker Verkümmerung, wo schließlich die Zahl nur noch bei mikroskopischer Betrachtung erkennbar ist. Ich habe solche Fälle mit dem Mikroskop kontrolliert; wo ich unsicher war, ist es in der Tabelle angedeutet.

Ich teile die Versuche in drei Gruppen.

A. Laterale Infloreszenzen von *Sempervivum Funkii* an Individuen auf anorganischer Salzlösung.

Nachdem ich bei den Versuchen mit Knopscher Nährsalzlösung im Sommer 1903 das Auftreten von lateralen Blütenzweiglein zuerst beobachtet hatte, wurde 1904 genauer darauf geachtet. Die Kulturen blieben meistens auch nach der Entwickelung der terminalen Infloreszenz auf der Nährlösung unter einem Glashäuschen auf dem Balkon. Das Hauptmaterial lieferte die Versuchsreihe vom 29. April 1904.

Tabelle XI.

Sempervivum Funkii.

29. April 1904 auf 0,2 % KN-Lösung, Balkon; terminale Infloreszenz normal blühend (siehe Tabelle VI); 2.—12. Juni laterale, wenigblütige Infloreszenzen sich später entwickelnd; 19. Juli blühend.

Nr. der Blüte	Bl.	St.	Kp.	Abweichungen im Bau
1	11	15	11	1 St. petaloid.
2	11	14	7	1 St. petaloid.
3	15	16	7	1 St. petaloid.
4	7	14	7	—
5	7	14	6	—
6	15	15	10	1 St. petaloid.
7	16	0	0	8 hellrote Bl. einen äußeren Kreis bildend, dann 5 einen zweiten nicht regelmäßigen Kreis, 3 den innersten Kreis bildend; St., Kp. überhaupt nicht entwickelt.

Tabelle XII.

Sempervivum Funkii.

29. April 1904 auf 0,6 % KN-Lösung, Balkon; terminale Infloreszenz, blühend 2.—16. Juni, 25 normale Blüten (siehe Tabelle VI). 16. Juni terminale Infloreszenz abgeschnitten. Rosette mit Stengel in Erde unter Glas, Balkon, blühend 13.—19. Juli

Nr. der Blüte	Bl.	St.	Kp.	Abweichungen im Bau, bei allen Blumenblätter hellrot bis weiß
1	10	15	12	Bl. ungleich groß, 3 kleinere; 1 St. petaloid, 1 St. filament mit 1 Kp. verwachsen; 1 Kp. aufgesprungen mit offenstehenden Samenknospen.
2	7	14	7	—
3	11	19	15	1 Karpid eine Anthere tragend; Karpide sehr unregelmäßig gestellt.
4	9	18	9	—
5	8	16	7	—
6	10	13	10	1 Karpid eine Anthere tragend.
7	8	16	8	—
8	8	16	8	—
9	9	18	9	—
10	11	18	10	3 der St. mit rötlichen rudimentären Antheren.
11	8	16	11	1 Karpid aufgeplatzt mit offenstehenden Samenknospen.
12	8	14	10	Bl. an einer Stelle eine Lücke bildend; hier ein zylindrischer weißlicher Faden (St. ?); unter den 14 St. ein Filament mit Doppelanthere, ein Filament mit rotem Köpfchen.
13	8	16	8	—
14	10	12	8(?)	nur 1 Karpid entwickelt, die andern ganz klein rudimentär.

(Fortsetzung der Tabelle XII.)

Nr. der Blüte	Bl.	St.	Kp.	Abweichungen im Bau, bei allen Blumenblätter hellrot bis weiß
15	8	16	6	ein 7. Karpid als dünner Faden ausgebildet.
16	7	14	8	—
17	11	21	10	1 St. als Faden zwischen einem andern St. und einem Karpid.
18	10	20	10	Bl. fast rein weiß.
19	7	14	8	Bl. wie bei 18.

Tabelle XIII.

Sempervivum Funkii.

29. April 1904 auf 0,8% KN-Lösung, Balkon. Terminale Infloreszenz blühend 5. Juni (siehe Tab. VI). 5. Juni Infloreszenz bis zur Hälfte der Achse abgeschnitten. Rosette mit Stengelstück auf frischer 1% KN-Lösung, unter Glas, Balkon; blühend am 5. Juli, in Alkohol später untersucht. Laterale Infloreszenzen von der Basis nach der Spitze des Stengels gezählt.

Nr. der Blüte	Nr. des Inflor.-zweiges	Bl.	St.	Kp.	Abweichungen vom Bau, Farbe der Korolle hellrosa bis fast rein weiß
1	I	10	15	0	Bl. unregelmäßig angeordnet. An Stelle der Karpide ganz kleine Höckerchen.
2	II	7	14	0	wie bei 1.
3	„	12	14	9	Bl. teils sich deckend, teils zwischen ihnen Lücken. 8 Karpide im Kreis, 1 im Zentrum.
4	III	9	18	9	—
5	„	8	16	8	—
6	„	10	13	10	Bl. ungleich groß, unregelmäßig angeordnet.
7	„	9	18	9	—
8	IV	9	17	10	Bl. wie bei 6.
9	„	10	14	9	Bl. wie bei 6. Kp. mit stark nach außen gekrümmten Griffeln.
10	„	8	16	8	Bl. wie bei 6; ein Blatt schräg radial gestellt.
11	„	10	19	10	—
12	V	11	14	0	11 St. normal; 3 kurz mit schwärzlichen Antheren. Kp. als mikroskop. kleine Höckerchen.
13	VI	7	14	6	—
14	„	8	16	8	Bl. ganz unregelmäßig; 4 entwickelte Kp.; 4 rudimentäre.
15	„	9	16	4	Bl wie bei 14, zum Teil einander opponiert; 2 St. verwachsen; Kp. klein, noch eben erkennbar.
16	„	7	14	6	Kp. schmal, mit ihren Griffeln zusammenneigend.

(Fortsetzung der Tabelle XIII.)

Nr. der Blüte	Nr. des Inflor.-zweiges	Bl.	St.	Kp.	Abweichungen vom Bau, Farbe der Korolle hellrosa bis fast rein weiß
17	VII	7	14	7	ganz normal.
18	"	8	15	11	Bl. in 2 Gruppen à 5 und 3; 2 petaloide St.; 5 Kp. entwickelt, 6 rudimentär.
19	"	8	16	8	2 ganz kurze St.; Kp. klein.
20	"	9	16	8	Kp. klein, zusammengedrängt.
21	VIII	9	12	6	1 Bl. klein; 9 St. normal, 2 ganz petaloid, 1 halbpetaloid, 1 aus 2 verwachsen; Kp. klein.
22	"	8	16	8	—
23	"	8	17	9	St. unregelmäßig angeordnet, zB. 3 opponiert einem Bl.
24	"	8	16	8	—
25	IX	9	13	6	—
26	"	8	16	9	—
27	"	10	12	8	—
28	"	9	17	8	—
29	"	8	16	8	—
30	X	10	13	8	Bl. in 2 Gruppen à 6 u. 4; unter den Karp. 2 zylindrische unbehaarte Fäden, am Kopf wenige Papillen.
31	"	9	18	9	Bl. unregelmäßig angeordnet.
32	"	10	20	10	—
33	XI	8	16	8	—
34	"	7	14	7	—
35	"	12	10	10	3 Bl. auf dem Rücken je ein behaartes Anhängsel; zwischen den Karpiden eine kurzgestielte Anthere.
36	XII	11	13	9	Bl. in 2 Gruppen. Kp. wenig entwickelt.
37	XIII	8	16	8	—
38	"	8	16	8	—
39	XIV	10	13	9	Bl. in 2 Gruppen; 4 größere Karp., 5 kleinere; zwischen 2 Kp. ein kurzes Filament mit halber Anthere und griffelartigem Fortsatz.
40	"	9	18	7	Bl. in 2 Gruppen à 4; in der Lücke dazwischen das 9. Bl.
41	"	7	16	9	Kp. klein, schmal.
42	"	8	16	7	—
43	XV	8	16	8	—
44	"	10	12	8	Bl. ungleich groß, 5 einander opponiert, andere sich halb deckend. 1 St. petaloid; 1 Kp. mit Anthere.
45	"	7	14	7	—
46	"	8	15	9	Bl. unregelmäßig dicht, dazwischen eine Lücke; in dieser einige St.
47	XVI	8	15	9	3 größere, 5 kleinere Bl.; 9 gr. St., 6 ganz kleine mit reduzierter Anthere.

(Fortsetzung der Tabelle XIII.)

Nr. der Blüte	Nr. des Inflor.-zweiges	Bl.	St.	Kp.	Abweichungen vom Bau, Farbe der Korolle hellrosa bis fast rein weiß
48	XVI	8	16	8	—
49	„	10	18	9	Bl. unregelmäßig; Kp. klein, dicht gedrängt.
50	„	8	16	8	Kp. ganz unentwickelt.
51	XVII	7	9	0	5 größere Bl., 2 ganz kleine; 6 normale St., 2 sitzende kleine Antheren. Kp. nicht erkennbar, das Zentrum der Blüte ganz flach.
52	„	8	16	8	Kp. sehr klein.

Tabelle XIV.

Sempervivum Funkii.

29. April 1904 auf 1% KN-Lösung, Balkon; terminale Infloreszenz normal blühend (s. Tabelle VI). Laterale wenigblütige Infloreszenzen 17. Juli blühend.

Nr. der Blüte	Bl.	St.	Kp.	Abweichungen im Bau
1	8	16	8	Bl. grünlich weiß, ganz schwach rötlich.
2	9	18	9	Bl. deutlicher rot, Mittelstreif grünlich.
3	8	16	8	Bl. gefärbt wie bei Nr. 1.
4	13	25	18	2 St. ganz blumenblattartig, 2 St. petaloid, aber noch Antherenreste. Kp. in 2 Längsreihen à 8 und 9, zwischen beiden in der Mitte 1 Kp. Kp.-Gruppe 11 mm lang, 5 mm breit.
5	8	16	10	—
6	8	16	8	—
7	8	16	8	—
8	7	14	7	—
9	9	18	8	—
10	9	18	8	—

Tabelle XV.

Sempervivum Funkii.

30. Mai 1903 auf 1,5% KN-Lösung. Balkon unter Glas. 21. Juni terminale Infloreszenz normal blühend (s. Tabelle VII). Laterale Infloreszenzzweige 24. Juli blühend.

Nr. der Blüte	Bl.	St.	Kp.	Abweichungen im Bau
1	8	16	8	Bl. normal rot.
2	8	16	9	—
3	9	10	?	5 St. normal, 5 verkümmert. Kp. verkümmert, nicht genau gezählt.

(Fortsetzung der Tabelle XV.)

Nr. der Blüte	Bl.	St.	Kp.	Abweichungen im Bau
4	9	8	?	3 St. normal, 4 verkümmert, 1 petaloid. Kp. wie bei 3.
5	9	9	3 (?)	Bl. ungleich, 4 größere, 5 kleinere; 4 St. normal, 2 Staminodien mit fehlenden Antheren, 3 kurzgestielte Antheren, 2 deutliche Kp., 1 ganz kümmerliches (vielleicht mehrere).
6	8	13	7	Bl. hellrosa, 8 normale St., 5 verkümmert (epipetal); Kp. eng zusammengedrängt.
7	9	10	4	Bl. ungleich; 1 normales St.; 9 ganz verkümmerte; 4 kleine kümmerliche Kp.
8	9	13	0	Bl. ungleich groß; alle St. verkümmert; Kp. völlig undeutlich, nur kleine Höckerchen.
9	8	15	6	Bl. ziemlich gleich groß; 5 normale St., 10 verkümmerte mit gelblichen kleinen Antheren; die 6 Kp. gut entwickelt.
10	8	16	8	Blüte normal.
11	8	16	8	desgl.
12	8	15	10	desgl.
13	10	22	12	16 St. normal, 6 verkümmert; 8 Kp. normal, 4 verkümmert.
14	9	14	7	9 St. normal, 5 verkümmert; 7 deutliche Kp.
15	5	4	2	Bl. ungleich groß; 2 normale St., 2 verkümmerte; 2 Kp. deutlich.

Tabelle XVI.

Sempervivum Funkii.

13. Mai 1908 auf 1,5% KN-Lösung. Balkon unter Glas. Terminale Infloreszenz normal blühend 11. Juni bis 4. Juli (s. Tabelle V). Laterale Infloreszenzzweige mehr oder weniger beblättert, blühend 20.—24. Juli.

Nr. der Blüte	Bl.	St.	Kp.	Abweichungen im Bau
1	6	13	7	Durchm. = 1,6 cm.
2	7	14	7	D. = 1,4 cm.
3	6	13	7	D. = 1,6 cm.
4	7	9	?	D. = 1 cm. Bl. ungleich, 4 größere, 3 kleinere. 4 normale St., 5 verkümmerte. Kp. alle ganz verkümmert.
5	8	10	6	D. = 1,4 cm. Kp. schlecht entwickelt.
6	7	13	7	D. = 1,4 cm.
7	7	13	7	D. = 1,6 cm.
8	7	14	7	D. = 1,8 cm.
9	6	7	7	D. = 0,8 cm. St. und Kp. sehr wenig entwickelt.

Bei diesem Exemplar beobachtete man besonders deutlich eine Erscheinung, die auch sonst in den andern Versuchen in geringem Grade sich zeigte, nämlich Übergangsformen von beblätterten Zweigen und Infloreszenzen. Die in der Mitte oder gegen die Spitze des Stengels entstehenden wenigblütigen Zweige bestehen aus einem längeren Stengelteil, der gewöhnlich nackt ist oder 1—2 Blättchen trägt. An der Basis des Stengels

dieser Pflanze fingen die Triebe als locker beblätterte Sprosse an, die dann an der Spitze die Blüten trugen. An dem untersten Seitensproß fanden sich 5 Blätter, an höher stehenden 4, dann 3, an den weiter oben stehenden 1—2. Wir werden später noch andere Fälle dieser Art kennen lernen.

B. Laterale Infloreszenzen aus den Achseln der Rosettenblätter.

Die blühreifen Rosetten, die zu diesen Versuchen dienten, waren vor der Streckung der Hauptinfloreszenz und während der ganzen Entfaltung der terminalen Blütenwickel gut ernährt. Dann wurde die blühende Infloreszenz abgeschnitten; aus den Achseln der Rosettenblätter entwickelten sich neue Blütentriebe mit zum Teil sehr auffallend gebauten Blüten (Fig. 1, Taf. VIII). Ich bin auf diese Methode erst gekommen, als ich kein großes Material von blühreifen Rosetten mehr zur Verfügung hatte; sie ist von besonderem Interesse und wahrscheinlich einer allgemeinen Anwendbarkeit fähig. Zum Unterschiede von anderen Versuchen waren hier die äußeren Bedingungen der Blütenbildung sehr günstig. Die Exemplare befanden sich in freier Luft an sehr sonnigem Standort; nur die nährsalzreiche, mäßig feucht gehaltene Erde bedeutete eine wichtige Veränderung gegenüber den gewöhnlichen Kulturverhältnissen. Ich gebe die Tabellen für je ein Exemplar der beiden Sippen von *Sempervivum Funkii* und von *S. Moggridgii.*

Tabelle XVII.

Sempervivum Funkii.

4. Mai 1904 in einem sehr reich gedüngten Erdkasten unter einem allseits offenen Gestell, auf dem oben ein Mistbeetfenster lag; terminale Infloreszenz 2. Juni bis 19. Juli, reichlich und normal blühend; 13. Juni Infloreszenz bis zur Basis abgeschnitten, laterale Blütenzweige aus den Achseln der Rosettenblätter 1- oder 2 blütig; Stiel mit 1 oder 2 Blättchen besetzt.

Nr. der Blüte	Bl.	St.	Kp.	Abweichungen im Bau
1	8	16	9	D. = 2,6 cm.
2	7	13	9	D. = 1,8 cm. In der Reihe der inneren St. ein Karpid an dem Ende mit Antheren besetzt.
3	8	14	8	D. = 2,1 cm.
4	6	12	6	D. = 2,1 cm. In der Nähe der Karpide 2 fadenförmige Gebilde (verkümmerte Karpide?)
5	9	16	9	D. = 2,1 cm.
6	8	16	8	D. = 2 cm.
7	8	16	8	D. = 2 cm.
8	10	18	10	D. = 1,7 cm. Bl. ganz hellrötlich.
9	9	14	11	—

Der Erdkasten hatte einen Flächeninhalt von 1 qm und eine Tiefe von 25 cm. Der an und für sich nährhaften Gartenerde waren außerdem zugesetzt 100 g Knochenmehl und 100 g Maerkerscher Dünger.

Tabelle XVIII.

Sempervivum Funkii II.

28. März 1904 gut gedüngtes Gartenbeet; 14. Juni 1904 blühend; terminale Infloreszenz mit 48 typischen Blüten; 2 zu 10 Bl., 22 zu 11 Bl., 17 zu 12 Bl., 5 zu 13 Bl., 2 zu 14 Bl.; Infloreszenzachse bis zur Rosette abgeschnitten; laterale Infloreszenzzweige aus den Achseln der alten Rosettenblätter.

Hierzu Figur 1 auf Tafel I.

Nr. der Blüte	Nr. des Inflor.-zweiges	Bl.	St.	Kp.	Abweichungen im Bau
1	I	20	48	27	Doppelblüte deutlich aus 2 verwachsen; Kp. in 2 Gruppen zu 17 und zu 10.
2	II	9	15	8	Bl. unregelmäßig angeordnet. An Stelle eines Karpides eine kurzgestielte abnorme Anthere.
3	"	10	20	10	—
4	"	10	19	9	—
5	III	8	13	9	Bl. ungleich, 5 größere, 3 kleinere; 8 normale St., 5 ganz kurze mit kleinen Antheren; Kp. klein, unentwickelt (mikroskopisch nur erkennbar).
6	"	9	12	9	Bl. unregelmäßig angeordnet; Kp. durcheinander geworfen.
7	"	8	13	7	St. normal; keine irgendwie sonst verkümmerte mikroskopisch nachweisbar.
8	IV	9	18	10	—
9	"	10	20	10	—
10	"	10	20	11	—
11	V	11	22	11	—
12	"	10	20	10	—
13	"	10	20	10	—
14	"	16	24	18	Bl. sehr unregelmäßig gestellt, 2 dicht übereinander, 2 zwischen den Kelchblättern schräg hervortretend; 17 Kp., normal, 1 sehr schmal.
15	VI	17	41	21	Einheitliche Blüte, obwohl aus 2 verwachsen; Lg. = 3,2, Br. = 2,5 cm. Zu den 21 Kp. noch ein Karpid, das am oberen Ende eine Anthere trägt.
16	VII	15	30	18	Bl.blätter in oberer Hälfte grünlich, untere mehr rötlich; 1 Kp. an der Spitze mit einer roten Anthere.
17	VIII	13	28	16	Bl. unregelmäßig, 2 radial stehend, 2 tiefer inseriert zwischen Kelchblättern; 1 Kp. am Ende an Stelle des Griffels mit einem bräunlich-gelben Wulst (unvollkommene Anthere), auf der Innenseite geöffnet. Samenknospen herausragend.

(Fortsetzung der Tabelle XVIII.)

Nr. der Blüte	Nr. des Inflor.-zweiges	Bl.	St.	Kp.	Abweichungen im Bau
18	IX	9	20	10	—
19	„	9	19	12	1 Kp. seitlich aufgerissen mit offen stehenden Samenknospen, diese rötlich gefärbt.
20	X	15	30	15	Bl. elliptische Form, Lg. = 2,6, Br. = 2,3 cm.
21	XI	10	22	11	1 Kp. auf dem Rücken ein zweites kurzes Karpid tragend, das in die Reihe der St. hineinreicht.
22	XII	10	20	10	—
23	„	7	15	8	1 St. aus 2 verwachsen, ein anderes auf kurzem breitem Filament mit unförmlicher Anthere.
24	XIII	7	15	8	—
25	„	7	8	6	4 große Kp., 2 kleine.
26	„	11	22	11	—

Tabelle XIX.

Sempervivum Moggridgii.

28. März 1904 gut gedüngtes Ackerland; 28. Juni normal blühend mit 11 und 12 Bl.-blätter; 28. Juni Infloreszenzachse bis zur Basis abgeschnitten; laterale Blütenzweige aus den Achseln der Rosettenblätter.

Nr. der Blüte	Bl.	St.	Kp.	Abweichungen im Bau
1	10	21	14	Bl. unregelmäßig, mehrfach 2 sich halb deckend, dann zwischen andern eine Lücke, in ihrer Mitte ein fadenförmiges stark behaartes Gebilde; 1 St. mit 2 Antheren.
2	9	14	7	Bl. wie bei 1, dazu ungleich groß; 1 St. mit 2 Antheren.
3	7	18	9	Bl. wie 2, sehr stark verdrillt, dazu ein weißlicher Faden; 13 St. normal, 5 verkümmert; Kp. eng zusammenneigend.
4	13	25	14	D. = 2,5 cm.
5	11	22	12	D. = 2,3 cm.
6	11	23	13	D. = 2,5 cm.
7	11	23	13	D. = 2,6 cm.
8	10	20	12	D. = 2,3 cm.
9	12	24	13	D. = 2,2 cm.
10	12	24	12	Bl. sehr unregelmäßig angeordnet wie bei Nr. 2 und 3; 2 St. als Staminodien; 1 Kp. mit Anthere.
11	12	26	16	Lg. = 2,7 cm, elliptischer Umfang; Br. = 2,5 cm; Kp. sehr unregelmäßig angeordnet; 1 Kp. mit Anthere, nicht seitlich offen.
12	11	22	11	—
13	12	24	12	D. = 2,6 cm.
14	11	24	11	D. = 2,6 cm.
15	11	22	11	—

C. Laterale Infloreszenzen aus den Achseln der Stengelblätter; Pflanzen meist in Töpfen kultiviert.

Die blühreifen Rosetten der untersuchten Pflanzen waren während der Entfaltung des Blütenstandes sehr verschiedenen Bedingungen ausgesetzt worden, in einigen Fällen eine Zeit hindurch der Dunkelheit bei mittlerer oder höherer Temperatur; in anderen Fällen waren die Rosetten den vorhergehenden Winter mäßig warm in dem geheizten Victoriahaus kultiviert worden. In der einen Gruppe von Fällen kamen die terminalen Infloreszenzzweige zur normalen Entwickelung, in einer andern Gruppe trat frühzeitig eine Hemmung ein. Die Rosetten gehörten den beiden Sippen von *S. Funkii*, ferner *S. Moggridgii* und *alpinum* (?) an; die letzte Art schließe ich hier an, weil sie Apetalie zeigte — eine Blütenvariation, die ich bei *Funkii* bisher nicht beobachten konnte.

Von den Versuchen bedarf nur der erste in Tabelle XX einer näheren Erläuterung. Es handelt sich hier um das früher besprochene ausgezeichnet ernährte Exemplar mit der stark verzweigten, sehr blütenreichen Infloreszenz, deren Blüten in der Tabelle II, p. 176, genauer beschrieben worden sind. Die 70 gezählten Blüten hatten den typischen Bau.

Die Infloreszenz wurde am 12. August 1903 bis zur Basis abgeschnitten. Aus den Achseln der alten Rosettenblätter entstanden bis zum Herbst 15 neue Rosetten, von denen 4 direkt an ihrer Spitze je eine kurzgestielte Einzelblüte gebildet hatten. Sie waren zur Zeit der Untersuchung bereits verwelkt; ich zählte nur die Karpide, deren Zahl in den 4 Blüten betrug:

8, 7, 5, 4,

d. h. starke Abweichungen von den typischen Verhältnissen darbot.

Eine fünfte Rosette hatte eine größere und kleinere Blütenknospe gebildet, die nicht zur Entfaltung kamen. Eine sechste Rosette dagegen war in einen horizontalen Ausläufer ausgewachsen, der aber an seinem Ende eine dreiblütige Infloreszenz trug. Die Gipfelblüte (10 Bl., 20 St., 10 Kp.) öffnete sich am 28. Oktober. In diesem Zustand ist die Pflanze gezeichnet worden (Fig. 2, Taf. VIII). Die dritte Blüte öffnete sich am 3. Dezember; sie wurde aus Versehen nicht genauer untersucht. Man erkennt aber, wie durch die vorhergehende starke Ernährung im Warmbeet und die darauf folgende Einwirkung sehr günstiger Blütenbedingungen die Entwickelung einer solchen Rosette total umgestaltet worden ist. Statt der typischen Blütezeit im Juni erfolgte im August die Blüte der Haupt-

infloreszenz; dann trat eine neue Blütezeit von Oktober bis Dezember ein. Aber die Nachwirkungen dauerten noch weiter fort.

Die Pflanze wurde von Dezember ab in das Kalthaus gestellt und seit 9. März 1904 draußen vor dem Fenster an der Südseite des Instituts kultiviert. Ende April — also wieder zu einer ganz ungewöhnlichen Zeit — begann von neuem das Blühen. Eine der Rosetten hatte zwei fast sitzende Blüten gebildet, eine andere drei plagiotrop gerichtete Infloreszenzzweige, von denen zwei neben Blüten je eine Blattrosette besaßen. Eine von diesen eben entstandenen Rosetten wuchs Ende Mai zu einer neuen horizontal wachsenden Infloreszenz aus, die im Juni blühte. Die Bauverhältnisse der an diesem Triebe im April bis Juni entstandenen Blüten sind in der folgenden Tabelle angegeben.

Tabelle XX.

Sempervivum Funkii.

11. März 1903 im Warmbeet; 21. Juli 1903 Topf, sonnig, blühend; im August 1903 reich verzweigte Infloreszenz; 70 Blüten (s. Tabelle II); 12. August die gesamte Infloreszenz abgeschnitten. Die an der Basis im Sommer und Herbst 1903 entstandenen Rosetten bildeten im nächsten Frühjahr ein paar Infloreszenztriebe.

Blüten im April bis Juni 1904.

Nr. der Blüte	Bl.	St.	Kp.	Abweichungen im Blütenbau; alle Blumenblätter gelblich mit rötlichem Schimmer oder etwas grünlich
1	10	20	10	alle St. kurz; Antheren weißlich, bei wenigen schwach rötlich, ohne normalen Pollen.
2	10	20	11	alle St. kurz, mit weißlichen Antheren.
3	10	20	11	wie Nr. 2.
4	10	20	11	D. = 1,1 cm; Antheren meist weißlich, selten rötlich, mit wenig normalem Pollen; 10 Kp. im Kreis, 1 im Zentrum.
5	9	18	9	D. = 1,2 cm; St. wie bei Nr. 4; 8 Kp. im Kreis, 1 im Zentrum.
6	10	13	5	D. = 1,1 cm; Antheren größer; 1 St. an Stelle der Antheren mit einem Zahn versehen.
7	10	20	11	D. = 1,3 cm; St. kurz, mit rötlicher Anthere. 10 Kp. im Kreis, 1 im Zentrum.
8	10	20	11	D. = 1,2 cm; Filamente länger als bei Nr. 7; Antheren rötlich, klein; 10 Kp. im Kreis, 1 im Zentrum.
9	11	13	5	D. = 1,3 cm; St. wie bei 7.
10	10	20	12	D. = 1,3 cm; St. wie bei 7; 10 Kp. im Kreis, 2 im Zentrum.
11	10	19	13	D. = 1,2 cm; St. wie bei 7; 9 Kp. im Kreis, 4 im Zentrum, einen inneren Kreis bildend.
12	10	16	6	11 St. mit deutlicher Anthere, 5 mit weißlichen Schnäbeln an Stelle der Antheren, einer blumenblattartig; Kp. in einem Kreis.

(Fortsetzung der Tabelle XX.)

Nr. der Blüte	Bl.	St.	Kp.	Abweichungen im Blütenbau; alle Bl. gelblich mit rötlichem Schimmer oder etwas grünlich
13	9	16	9	Die Antheren sahen normal aus, aber der Pollen 70—80 % schlecht; D. = 2,2 cm.
14	11	22	11	—
15	9	18	9	17 St. normal, 1 mit verkümmerter Anthere; Bl. mit gelbem Mittelstreif, weißen Rändern und einzelnen roten Zellen; Kp. grün.
16	10	20	9	—
17	8	16	8	Bl. grünlich-weiß mit einzelnen roten Zellen; Filamente schwach rötlich; Kp. grün; D. = 2,2 cm.

Die folgende Tabelle betrifft ein Exemplar, bei dem eine ähnliche Verschiebung der Blütezeit, wenn auch in geringerem Grade, zu beobachten war. Die Rosette war im Winter 1903/04 in das geheizte Victoriahaus gestellt worden und kam als Topfpflanze im März in einen geheizten Kasten; Ende April brachte ich sie auf den Versuchsbalkon. Die Hauptinfloreszenz entwickelte sich erst im Juli; sie wurde nach dem Blühen bis zur Hälfte entfernt. Im September traten laterale Blütenzweige auf, die im Oktober und November blühten, nachdem die Pflanze in das geheizte Gewächshaus gebracht worden war.

Tabelle XXI.

Sempervivum Funkii.

Winter 1903/04 Victoriahaus; 22. März 1904 geheizter Kasten; 25. April frei Balkon; 31. Juli terminale Infloreszenz normal blühend, z. B. 5 à 11 Bl., 3 à 12, 2 à 10; 10. September Infloreszenzachse zur Hälfte abgeschnitten.
Laterale Blütenzweige Ende September. 26. September ins Institut-Gewächshaus.

Nr. der Blüte	Bl.	St.	Kp.	Abweichungen im Bau
1	9	18	9	Bl. weiß, in der Mitte grünlich.
2	9	18	8	wie bei Nr. 1.
3	10	20	10	wie bei Nr. 1 und 2.
4	7	14	7	Ende Oktober blühend; Bl. weiß mit ganz wenigen roten Zellen.
5	7	12	6	Mitte November blühend.
6	6	10	0	Bl. ungleich groß, 3 größere, 2 kleinere; 3 St. normal, 7 verkümmert; Karpide nur als kleine Höcker erkennbar.

Tabelle XXII.

Sempervivum Funkii.

3. Mai 1904 im Warmbeet; 14. Juli im Topf. Laterale Blütentriebe 15. Juli.

Nr. der Blüte	Bl.	St.	Kp.	Abweichungen im Bau
1	10	18	8	2 St. mit auffallend breitem Filament (Doppelbildung); D. = 2,1 cm; Bl. bei dieser wie folgenden Blüte hellrot, am Rande weiß.
2	7	14	9	D. = 1,8 cm.
3	9	18	9	1 St. als Staminodium mit weißlicher Antherenanlage; D. = 1,7 cm.
4	10	18	10	2 St. als Staminodien; D. = 1,8 cm.
5	9	18	9	D. = 1,9 cm.
6	7	16	8	D. = 1,7 cm.
7	7	14	7	—
8	9	14	8	—

Tabelle XXIII.

Sempervivum Funkii.

15. Mai 1904 Dunkelschrank; 4. Juni hell Gewächshaus, Balkon; Gipfelblüte abgestorben. Laterale einblütige Zweige aus den Blattachseln des 4 cm hohen Stengels; 7. Juli blühend.

Nr. der Blüte	Bl.	St.	Kp.	Abweichungen im Bau
1	7	14	7	normaler Bau der Blüten bei allen.
2	7	15	8	—
3	8	16	8	—
4	7	14	7	—
5	8	16	8	—
6	8	16	8	—

Tabelle XXIV.

Sempervivum Funkii II.

21. April 1904 im Topf, Gewächshaus Balkon. Terminale Infloreszenz normal blühend, zB. 3 : 12 Bl., 8 : 11 Bl. 18. Juni Infloreszenzachse bis zur Hälfte abgeschnitten. Laterale Blütenzweige am basalen Teil drei- oder vierblättrig, am oberen Teil zweiblättrig.

Nr. der Blüte	Bl.	St.	Kp.	Abweichungen im Bau
1	12	19	15	Bl. ungleich, einige ganz schmal. 14 Kp. in 2 gebogenen Reihen eine schmale Ellipse bildend, 1 Kp. zwischen beiden im Zentrum.
2	12	17	14	Bl. an einer Stelle dicht gehäuft, an anderer mit einer Lücke. 12 Kp. einen äußeren Kreis bildend, 2 im Zentrum. 1 Kp. mit Anthere, ein anderes seitlich aufgesprungen.

(Fortsetzung der Tabelle XXIV.)

Nr. der Blüte	Bl.	St.	Kp.	Abweichungen im Bau
3	10	17	7	3 und 4 an der Basis etwas zusammengewachsen, 2 St. als Staminodien.
4	9	14	6	Bl. in beiden Blüten sehr unregelmäßig angeordnet.
5	10	17	9	5 und 6 am Kelch ebenfalls etwas verwachsen, 1 Kp. mit Anthere.
6	11	15	10	1 Kp. als dünner roter Faden ausgebildet.
7	7	7	2	Bl. sehr ungleich, zum Teil weiß. St. zum Teil verkümmert, nur 1 Kp. entwickelt, ein 2. ganz klein. Durchm. = 1,2 cm.
8	10	19	10	Durchm. = 1,6 cm, die Glieder normal ausgebildet.

Tabelle XXV.

Sempervivum Moggridgii.

Winter 1903/04, Victoriahaus. 20. März geheizter Kasten, 26. Mai Balkon. 2. August terminale Infloreszenz normal blühend, mit 11 oder 12 Blumenblättern. 2. Aug. obere Hälfte des Stengels abgeschnitten. Laterale Blütenzweige aus den vorhandenen Blattachseln des Stengels, blühend Ende September bis 2. Oktober 1904.

Nr. der Blüte	Bl.	St.	Kp.	Abweichungen im Bau
1	13	19	17	Bl. sehr unregelmäßig angeordnet; an einer Stelle eine Lücke mit einem roten Faden; St. normal; Kp. in 2 Längsreihen.
2	12	20	10	3 Bl. seitlich ausgebuchtet und mit 2 roten Zäpfchen. St. auch unregelmäßig gestellt, 2 mit weißlichen Antheren.
3	12	24	12	Bl. unregelmäßig angeordnet.
4	12	24	12	wie bei Nr. 3.
5	16	20	19	Bl. sehr ungleich groß. 1 St. halbseitig petaloid; 1 Kp. mit Anthere.
6	12	24	12	Bl. wie bei Nr. 5. 1 Kp. mit Anthere.
7	11	22	13	bei 12 Kp. die Griffel tief in das Zentrum eingebogen.
8	10	21	12	—
9	11	22	12	Bl. rötlichweiß; 2 seitlich mit einem Zipfel, 1 gespalten.
10	10	21	12	Bl. rötlichweiß; 1 St. mit doppelter Anthere; zwischen den Antheren eine rote Zunge.
11	13	26	13	Bl. ungleich groß, unregelmäßig.
12	10	19	12	Bl. weißlich, schwach rötlich; an einer Anthere ein kleines, bewimpertes Blättchen.
13	11	22	11	Bl. in der Mitte grün, am Rande weißlich-rosa.
14	11	22	11	Bl. weiß, in der Mitte grünlich, St. zum Teil ganz kurz gestielt, Kp. schlecht entwickelt.
15	13	26	14	Bl. wie bei 14.

Die beiden nächsten Tabellen betreffen *S. alpinum*, dessen Bestimmung aber zweifelhaft ist. Die Fig. 3 auf Taf. VIII gibt das Habitusbild der Pflanze von Tab. XXVI; die darin angegebenen Buchstaben beziehen sich auf die Bezeichnung der Blüten in der Figur 3.

Tabelle XXVI.

Sempervivum alpinum (?).

30. Mai 1904 dunkel, feucht, Gewächshaus, Institut. 18. Juni hell Balkon. Die terminale Infloreszenz nicht zur Entwicklung kommend. Laterale Blütenzweige 2. August 1904 blühend.

Blüte	Bl.	St.	Kp.	Abweichungen im Bau
a	10	2	10	Bl. hellrot, ohne Mittelstreifen, unregelmäßig angeordnet. 1 normales St., 1 langes, rotes Filament ohne Anthere, 1 Kp. mit Anthere verwachsen.
b	7	10	4	Blüte elliptischer Umfang Lg. = 1,6 cm, Br. = 1,4 cm. St. als Filamente mit roten Köpfchen. Kp. unentwickelt.
c	0	10	9	10 dickliche, grüne Kelchblätter, keine Spur von Blumenblättern, 9 normale St., 1 Kp. mit Anthere.
d	0	10	8	10 normale St. abwechselnd mit den 10 Kelchblättern. 1 Kp. mit Anthere verwachsen, nicht seitlich offen. 1 Kp. verkümmert.
e	3	11	10	9 Kelchblätter, 3 von ihnen verbreitert, zur Hälfte rot gefärbt, 3 schmale rote Bl., 11 normale St. 1 Kp. mit Anthere, seitlich aufgesprungen.
f	9	18	9	Blumenblätter unregelmäßig angeordnet, sonst normal.

Tabelle XXVII.

Sempervivum alpinum (?).

30. Mai 1904 bei 30° dunkel. 7. Juni hell, feucht. 24. Juni 3 normale Blüten. Laterale Blütenzweige aus den Achseln der Stengelblätter.

Nr. der Blüte	Bl.	St.	Kp.	Abweichungen im Bau
1	9	14	8	Bl. hellrot.
2	10	11	8	7 hellrote Bl.; 2 zylindrische, stark bewimperte Fäden, 1 Faden halbseitig blumenblattartig.
3	10	8	6	Bl. ganz unregelmäßig, ein Bl. mitten unter den Karpiden. 1 Kp. mit Anthere, seitlich aufgeplatzt.
4	10	18	10	—
5	10	16	10	4 St. als Staminodien mit einem weißlichen, gekrümmten Schnabel an Stelle der Anthere. Die Karpide in mehrere Gruppen geordnet.

Die letzte Tabelle gibt die Resultate eines Versuches mit *S. rubicundum*, das wohl auch in die Nähe der *tectorum*-Gruppe gehört. Die typischen Blüten zeigen aber nicht, wie das bei dem echten *S. tectorum* der Fall ist, die Umwandlung von Antheren in Karpide. In den anormalen Blüten sind es Karpide, die mit Antherenbildung versehen sind.

Tabelle XXVIII.

Sempervivum rubicundum.

15. Juni 1904 Spitze des gestreckten Stengels abgeschnitten; feuchtes Gewächshaus. Laterale Blütenzweige 30. Juli bis 4. August blühend.

Nr. der Blüte	Bl.	St.	Kp.	Abweichungen im Bau
1	12	23	13	Bl. weißlich, in der Mitte grünlich, Basis rötlich, 1 Kp. mit Anthere seitlich aufgeplatzt.
2	13	27	13	1 St. kürzer als die andern mit 1/2 Anthere, die andere Hälfte einen grünen, schmalen Rand bildend.
3	14	28	14	1 Kp. mit Anthere.
4	14	28	14	—
5	12	24	12	—
6	12	26	12	dazu ein schmales, blumenblattartiges Gebilde auf der Innenseite mit einer halben Anthere. 2 Kp. mit Antheren; außerdem einige rote Fäden (Filamente?).
7	12	24	11	einige St. ohne Anthere. 1 Kp. mit Anthere seitlich aufgesprungen.

Die Besprechung der in den Tabellen niedergelegten Beobachtungen will ich in einem besonderen Kapitel geben.

4. Blütenvariationen an lateralen und terminalen Infloreszenzen in Verbindung mit Rosettenbildung.

Der erste Anlaß zur Untersuchung der Semperviven war die Frage, ob die zymösen Infloreszenzen ebenso zu einer vegetativen Metamorphose gebracht werden können wie die razemösen von *Veronica chamaedrys* (Klebs 1903, p. 72). Die Frage schien mir bei *Sempervivum* von besonderem Interesse, weil die Vegetationspunkte ein eng begrenztes Wachstum haben, da sie völlig in der Neubildung einer Blüte aufgehen. Es lag daher die Aufgabe vor, sie zu einem unbegrenzten Wachstum durch geeignete äußere Bedingungen zu bringen. Der Versuch gelang 1902, 1903 an einzelnen, 1904 an mehreren Exemplaren.

Alle Vegetationspunkte eines Stengels oder alle Gruppen von Zellen, die in den Achseln der Blätter noch das Vermögen, sich

zu teilen, besitzen, sind ihren Potenzen nach fähig, Blütensprosse oder Rosetten zu bilden. Diese zunächst rein theoretische Voraussetzung ist durch meine Versuche in hohem Grade empirisch bestätigt. Rosetten wie Blütensprosse können sich an allen Orten des Stengels ausbilden.

Gehen wir aber von einer blühreifen Rosette im ersten Frühjahr aus, so ist sie bereits in hohem Grade einseitig determiniert. Die Achse ist noch ganz kurz, Blütenanlagen sind noch nicht vorhanden. Aber alle inneren Vorbereitungen sind getroffen, um die Bildung der Infloreszenz in kurzer Zeit herbeizuführen. Zwei Wege stehen uns offen, eine solche Determination zu beseitigen und die Entfaltung der entgegengesetzten Potenz zu bewirken (Klebs 1904, p. 294).

Der eine Weg besteht darin, die Rosette noch vor der Streckung Bedingungen auszusetzen, die für das vegetative Wachstum sehr günstig sind und der Blütenbildung entgegenwirken, vor allem einem reich gedüngten Boden, einer relativ großen Feuchtigkeit bei hellem Licht.

Der zweite Weg besteht in der Anwendung von äußeren Bedingungen, die auch für das Wachstum durchaus nicht optimal zu nennen sind, die aber in viel höherem Maße die Blütenbildung einschränken. Diese Methode beruht auf der allgemeinen Regel, die ich für die Algen und Pilze zuerst aufgestellt habe, die aber auch im großen und ganzen für die Phanerogamen gilt. Nach dieser Regel unterscheiden sich Wachstum (vegetatives) und Fortpflanzung dadurch, daß die Wirkungsgrenzen der allgemeinen Lebensbedingungen, Temperatur, Sauerstoff, Feuchtigkeit usw., für die Fortpflanzung enger gezogen sind als für das Wachstum. Deshalb kann Wachstum noch stattfinden, wenn die Fortpflanzung durch eine zu starke oder zu schwache Wirkung irgend einer der Bedingungen gehemmt ist (Klebs 1900, p. 86; 1901, p. 208). Diese Methode ist verwendbar kurz vor oder sogar am Anfang der Streckung.

Wie aber aus den Versuchen des 2. Abschnittes hervorgeht, ist der typische Charakter der Infloreszenz kurz vor der Streckung schon ungemein fest eingeprägt, so daß selbst stark der Blütenbildung entgegenwirkende Umstände, wie konzentrierte Nährlösung, rotes oder blaues Licht, große Feuchtigkeit keine wesentlichen Änderungen herbeiführen. Erst durch besondere Kombinationen gelingt die Umstimmung zu einer mehr oder weniger starken vege-

tativen Metamorphose, und das Resultat hängt dabei von zufälligen, d. h. nicht näher kontrollierbaren Umständen ab.

Der Zustand der Blühreife ist eben nicht in allen Individuen der gleiche, weil diese in dem vorhergehenden Sommer wechselnden äußeren Einflüssen ausgesetzt waren. Wie in allen solchen Versuchen treten auch hier diese sog. individuellen Besonderheiten störend auf, und die Unterschiede steigern sich, weil es schwer durchführbar ist, die Versuchsbedingungen konstant zu erhalten. Außerdem bin ich gerade bestrebt gewesen, lebhaften Wechsel der Bedingungen zu bewirken, um möglichst verschiedene Grade der Umstimmung zu erreichen.

Wie bei anderen Metamorphosen (vgl. Goebel 1880, Vöchting 1887) beobachtet man bei *Sempervivum* mannigfache Mischformen, in denen Merkmale der vegetativen und der blühenden Sprosse vereinigt sind. In allen Fällen, wo die Rosettenbildung an der Infloreszenz erscheint, ist sie ein unmittelbares Zeichen für die starke Umänderung der inneren Bedingungen, durch die auch der sonst so feste Blütenbau betroffen wird. Während in dem früheren Abschnitt die auffallenden Blütenvariationen an lateralen Blütenzweigen hervortraten, erscheinen sie in Verbindung mit der vegetativen Metamorphose ebenso an den terminalen Infloreszenzen.

Die Hauptuntersuchung ist an *S. Funkii* durchgeführt worden; ich schließe daran die Versuche mit der 2. Sippe der gleichen Spezies. Die Versuche mit *Funkii* scheide ich in zwei Gruppen, in solche, bei denen besonders gute Ernährung mitgewirkt hat, und in solche, bei denen andere Faktoren, Dunkelheit, höhere Temperatur, rotes Licht, Feuchtigkeit, eingegriffen haben. Am Ende des Abschnittes will ich auf die Frage der Polarität bei den *Sempervivum*-Arten eingehen.

A. Versuche mit *Sempervivum Funkii* im gut gedüngten, feuchten Warmbeet unter Glas.

Versuch I (Figur 13).

Ein blühreifes Exemplar wurde am 29. April 1902 in ein Anfang April eingerichtetes Mistbeet gepflanzt. Über der Schicht des Mistes befand sich eine Schicht Gartenerde. Der Kasten blieb den Sommer über mit Glas gedeckt; gegen die Mittagssonne wurden die Kulturen durch Schattendecken geschützt. Ende April bis Mitte Mai hielt sich die Erdtemperatur zwischen 20 und 28°, später schwankte sie zwischen 18 und 30°.

Am 26. Juni fing die Pflanze an zu blühen. Der Hauptstengel war auffallend kurz, 3,5 cm bis zur Spitze, die statt der Gipfelblüte eine kurzgestielte Rosette trug. Neben ihr entwickelten sich drei Infloreszenzarme; jeder von diesen bildete eine Anzahl Blüten und endigte in einer typischen Blattrosette. Bei zwei Armen war zwischen den Blüten je eine kleine Rosette sichtbar. Im ganzen besaß die Infloreszenz am 28. August 6 Rosetten und 13 Blüten.



Figur 13. *Sempervivum Funkii.*
Rosette seit 29. April 1902 im Warmbeet, hell, feuckt kultiviert.
Gez. am 28. August 1902. Nat. Gr.

Die Blumenblätter sämtlicher Blüten waren auffallend gelblichweiß gefärbt; der genauere Bau wurde nur bei den ersten Blüten geprüft; die Zahlen waren:

10 Bl.	20 St.	9 Kp.
10 "	23 "	9 "
10 "	20 "	9 "
10 "	20 "	9 "
10 "	20 "	9 "

Keine der Blüten entsprach genau der Formel; aber wesentliche Änderungen im Bau waren nicht merkbar.

Die Pflanze mit der metamorphosierten Infloreszenz wurde weiter kultiviert und im folgenden Jahre wieder in ein Warmbeet

gesetzt. In einer früheren Arbeit (1904, p. 263) gab ich eine Figur des Zustandes der Pflanze im Winter 1903/04. Die Haupt- wie die Nebenachsen waren beträchtlich verdickt, die Endrosetten sehr kräftig gewachsen. Die Pflanze wurde im Frühjahr 1904 von neuem in das Warmbeet gesetzt. Hier starb aber die Hauptachse ab; die Rosetten blieben lebend und wurden weiterkultiviert.

Versuch II.

Am 20. April 1904 pflanzte ich 10 kräftige Exemplare in das Warmbeet, das ich an Stelle des früher gebrauchten Mistbeetes verwendete. Es bestand aus einem Erdkasten, der durch eine Warmwasserheizung von April bis Ende Mai geheizt wurde. Die Temperatur der Erde schwankte zwischen 18 und 28°. Die Erde selbst war eine mit Kompost stark gemischte Gartenerde. Bis zum Mai blieben die Glasfenster auf dem Kasten, allmählich wurde für etwas Lüftung am Tage gesorgt, so daß die Pflanzen ohne Schattendeckung die Sonne aushalten konnten. Der Boden wurde gleichmäßig feucht gehalten; übermäßiges Begießen wurde vermieden.

Ein Exemplar starb ab, zwei kamen nicht zur Blüte, die 7 anderen wurden zur Blütezeit herausgenommen und in Töpfe gesetzt, um genauer beobachtet zu werden. Die Exemplare befanden sich bei Beginn des Versuchs in ungleichen Stadien der Vorbereitungen, die Einwirkungen der Kultur traten bei allen hervor, aber in sehr verschiedenem Grade. Die 7 Individuen müssen einzeln besprochen werden.

1. Exemplar.

Am 2. Juni wurde die blühende Infloreszenz abgeschnitten. Die gezählten 6 Blüten waren normal und reichgliedrig, eine (Gipfelblüte) mit 16, die andern 5 mit 12 Blumenblättern bezw. Karpiden und doppelter Anzahl Staubblätter.

Die abgeschnittene Infloreszenz wurde in Erde gesteckt und feucht kultiviert; es entwickelten sich Blüten von abweichendem Bau; nur zwei wurden genauer untersucht.

1. Blüte 12 Bl. 17 St. 0 Kp.

Die Blumenblätter waren nicht regelmäßig angeordnet, eines von ihnen stand mitten in der Blüte. Von den Staubblättern waren 14 normal, 3 verkümmert. An Stelle der Karpide eine flache Mulde, in deren Nähe ein weißlicher Höcker sich befand, wahrscheinlich ein verkümmertes Staubblatt.

2. Blüte 6 Bl. 4 St. 0 Kp.

Von den 4 Staubblättern waren 2 normal und reif, 2 andere in Form weißlicher, zylindrischer Höcker. Im flachen Zentrum keine Spur von Karpiden; man sah nur ein paar bräunliche Flecke.

Die Rosette mit dem 6 cm hohen Infloreszenzstumpf wurde am 3. Juni dunkel gestellt, am 13. Juni hell kultiviert. In den Blattachseln des Infloreszenzstengels traten nur Rosetten hervor, 8 an der Zahl, eine davon zuerst als 1,8 cm langer Ausläufer.

2. Exemplar.

Die Pflanze entwickelte zunächst im Warmbeet eine normale, 15 cm hohe Infloreszenz, die an 4 Armen 27 Blüten trug. Sie wurden nicht genauer untersucht, erschienen aber bei flüchtiger Durchsicht normal. Am 12. Juli setzte ich die Pflanze in einem Topf frei auf den Balkon.

Aus den Achseln der Rosettenblätter entwickelten sich 2 größere Rosetten, an der Basis des Blütenstengels 3 kleinere Rosetten, dann folgten 5 Infloreszenzzweige (2,5—3 cm lang), die an ihrer Basis mit rosettenartig angeordneten Blättern besetzt waren. Am oberen Teil des Stengels kamen 3—3,5 cm lange Blütenzweige hervor, die nur mit 1 oder 2 kleinen Blättchen besetzt waren.

Der Infloreszenzstengel zeigte demnach einen allmählichen Übergang von typischer Rosettenbildung zur Blütensproßbildung. Eine Anzahl der Blüten wurde genauer untersucht.

Nr.	Durchm.	Bl.	St.	Kp.
1	1,7	9	18	9
2	1,8	8	16	9
3	1,7	9	18	9
4	1,4	9	10	7
5	1,4	9	18	8

Bei Blüte 4 war ein Staubfaden ganz mit einem Blumenblatt verwachsen.

3. Exemplar.

Die Pflanze blühte wie die vorhergehende im Warmbeet; die terminalen Infloreszenzarme waren schwach entwickelt, und es entstanden sehr frühzeitig aus den obersten Blattachseln neue Blütenzweige, deren Blüten, 22 in der Zahl, genau untersucht wurden. Ich habe das Resultat bereits früher (s. p. 178, Tab. IV) angegeben; die Blüten waren noch ganz typisch, zeigten aber eine durchschnittliche Verminderung der Gliederzahl. Die Hauptzahl war 10.

Im Laufe des Juni und Juli entstanden Neubildungen in den unteren Blattachseln. Am 15. Juli wurde die Pflanze in einen Topf gesetzt; es zeigten sich in den Achseln:

der Rosettenblätter . . . . 4 größere Rosetten,
der basalen Blätter des Infloreszenzstengels 4 kleinere „ .

Dann folgten in den mittleren Blattachseln 3 Blütenzweige, an ihrer Basis mit etwas rosettenartig angeordneten Blättern. Der unterste (Tab. XXIX, Zweig I) trug nahe der Basis eine Seitenrosette, der folgende (Zweig II) eine solche nahe seiner Spitze neben einer Blütenknospe.

In den noch höher stehenden Blattachseln befanden sich 4 Blütenzweige (III—VII in der Tabelle), die an ihrem Stiel nur 1 oder 2 kleine Blättchen besaßen. Über den genauen Blütenbau gibt die Tabelle näheren Aufschluß.

Tabelle XXIX.

Sempervivum Funkii.

20. April 1904 Warmbeet. 15. Juli im Topf. Laterale Blütentriebe von der Basis nach der Spitze, an dem Spiritusmaterial untersucht.

Nr. der Blüte	Nr. des Triebes	Bl.	St.	Kp.	Abweichungen im Bau
1	I	10	20	7	8 Kelchblätter.
2	„	8	16	7	einige St. sehr kurz, aber mit Anthere.
3	„	9	16	7	8 Kelchblätter.
4	II	9	17	9	1 St. verbreitert mit Doppelanthere, 8 Kelchblätter.
5	„	7	14	10	8 Kelchblätter.
6	III	8	16	8	der Kelch 9 blättrig; Blätter sich dachziegelartig deckend.
7	„	8	14	7	13 St. normal, 1 mit ganz kurzem Filament und dicker Anthere.
8	IV	7	15	8	alle Glieder normal; 6 Kelchblätter ungleich groß.
9	„	7	12	6	Bl. ungleich groß, sehr unregelmäßig angeordnet. 9 Kelchblätter ungleich groß.
10	V	8	17	9	2 St. mit ganz kurzem Filament, normal großer Anthere, 2 Kp. klein; 6 ungleich große Kelchblätter.
11	„	7	6	5	Bl. ungleich, 2 große, 5 kleinere; 6 erkennbare Antheren auf ganz kurzem Stiel; Kp. wenig entwickelt.
12	„	6	12	0	Bl. ungleich groß; 8 St. normal, 4 als fast sitzende Antheren. Kp. gar nicht entwickelt.
13	VI	9	12	0	alle St. als kurz gestielte Antheren; Kp. nur als undeutliche Höcker.

(Fortsetzung der Tabelle XXIX.)

Nr. der Blüte	Nr. des Triebes	Bl.	St.	Kp.	Abweichungen im Bau
14	VI	6	11	6	1 St. als fadenartiges Staminodium; 5 Kelchblätter.
15	"	8	16	8	7 Kelchblätter.
16	VII	10	14	7	11 St. normal, 1 mit Doppelanthere, 2 St. petaloid; 1 Kp. wenig entwickelt; 8 Kelchblätter.
17	"	6	12	7	Anthere klein; 9 Kelchblätter.
18	"	9	16	7	Bl. ungleich groß; 9 epipetale, 7 episepale St.

4. Exemplar.

Die Pflanze zeichnete sich durch eine ganz kurze Blütenstandachse aus (3,5 cm), die in einer Gipfelblüte endigte und neben dieser drei Arme entwickelte. Der eine Arm mit 10 Blüten trug zwischen der 2. und 3. Blüte eine Blattrosette, der zweite mit 9 Blüten endigte in einer solchen Blattrosette, der dritte hatte nur Blüten. Ich konnte nur 2 Blüten genauer untersuchen:

1. Blüte 10 Bl. 20 St. 9 Kp.

Die Blumenblätter waren grünlichweiß, an der Basis rötlich. Von den Karpiden bildeten 8 einen äußeren Kreis, in dessen Zentrum das 9. saß.

2. Blüte 8 Bl. 16 St. 8 Kp.

Die Blumenblätter wie bei der ersten Blüte.

5. Exemplar (Figur 14).

Die Pflanze wurde am 7. Juni aus dem Warmbeet genommen und im Topf in ein feuchtes Gewächshaus gestellt. Die Hauptachse war wie beim 4. Exemplar sehr kurz. Dicht unter dem Gipfel aus den obersten Blattachseln traten 3 gestielte Rosetten hervor; etwas tiefer saßen 3 kleinere ohne Stiel. Die Gipfelknospe selbst war in eine kleine, grüne Rosette umgewandelt. Neben ihr befanden sich 3 wenig entwickelte Arme. Ein Arm endigte mit einer Rosette, ein zweiter trug ein paar Blüten, der dritte (in der Figur der aufrecht stehende) entwickelte ein paar Blüten, dann eine Rosette, aus der eine kurz gestielte Blüte hervorging. Die wenigen offenen Blüten des dritten Armes zeigten folgende Zahlen:

1. Blüte	11 Bl.	21 St.	11 Kp.
2. „	10 „	20 „	10 „
3. „	12 „	23 „	11 „
4. „	8 „	10 (?) „	0 „
5. „	8 „	11 (?) „	7 „

Die beiden letzten Blüten waren sehr unregelmäßig gebaut, die Blumenblätter von ungleicher Größe, die größeren rötlich, die



Figur 14. *Sempervivum Funkii.*
Rosette 20. April 1904 im Warmbeet, am 7. Juni im Topf, Balkon.
Photogr. 23. Juli. $^1/_2$ nat. Gr.

kleineren weißlich gefärbt. Das Zentrum der 4. Blüte war trichterförmig ausgehöhlt; die Staubblätter waren zum größeren Teil verkümmert.

6. Exemplar (Figur 15).

Die Pflanze wurde am 10. Juni in einem Topf frei auf den Balkon gestellt. Die Rosette ging allmählich in den relativ kurzen Stengel über. Die terminale Infloreszenz bestand aus vier Armen. Der eine erzeugte zuerst zwei Rosetten und dann eine Menge Blüten; es ist in der Figur der lange, fast horizontal gerichtete längste Arm. Unter diesem befand sich ein zweiter Arm, der an

seinem Ende nach mehreren Blüten mit einer Rosette endigte, Ein dritter Arm (auf der rechten Seite der Figur) bildete zuerst eine Rosette, dann eine Reihe Blüten. Ein vierter Arm (nicht



Figur 15. *Sempervivum Funkii.*
Seit 20. April im Warmbeet; am 10. Juni im Topf auf dem Balkon. Rosettenbildung in der Infloreszenz. Photogr. 28. Juli 1904. $^1/_2$ nat. Gr.

sichtbar) bestand aus einer Rosette und ein paar verkümmerten Blüten.

Über den Bau der Blüten ersieht man näheres aus der Tabelle.

Tabelle XXX.

Sempervivum Funkii.

20. April im Warmbeet, 10. Juni im Topf, feucht. Terminale Infloreszenz mit Rosettenbildung, blühend vom 10. Juni bis 12. Juli.

Nr. der Blüte	Bl.	St.	Kp.	Abweichungen im Bau
1	9	7	1	Bl. ungleich groß, unregelmäßig; 1 Bl. radial gestellt, 3 St. normal, 2 ohne Anthere, 2 reduzierte Antheren. Zentrum der Blüte ausgehöhlt, 1 Kp.
2	6	7	1	Bl. mit einer Lücke, 7 epipetale St., die episepalen fehlend, 2 Bl. gelappt; im Zentrum 1 Kp.

(Fortsetzung der Tabelle XXX.)

Nr. der Blüte	Bl.	St.	Kp.	Abweichungen im Bau
3	5	6	6	Bl. ungleich, 3 große, 2 kleine, dazwischen eine Lücke. 1 Bl. radial, zwischen den St. 1 St. ohne Anthere; 3 Kp. wenig entwickelt.
4	10	16	9	Bl. sehr verschieden breit. 1 St. petaloid mit verkümmerter Anthere.
5	10	13	4	—
6	7	14	?	Bl. mit Lücke. Keine Spur von Karpiden in der Mitte der Blüte, an einem Bl. ein Knöspchen, bestehend aus 3 zum Teil petaloiden Filamenten und 2 Karpiden übereinander.
7	10	17	10	2 kleine Bl.; außer den 10 Kp. eine Nebenblüte mit 4 Karpiden und 3 St., davon 2 petaloid; das 3. normal.
8	11	26	11	—
9	13	23	10	—
10	10	20	10	Bl. grünlichweiß, an der Basis rötlich.
11	10	20	9	Bl. wie bei 10.
12	11	22	11	Bl. wie bei 10.
13	8	16	8	—
14	12	14	9	außerdem innerhalb der Blüte eine Nebenblüte mit 7 St. und 2 halb geöffneten Karpiden; vier der St. petaloid.
15	8	?	?	St. und Kp. nicht genau ermittelt. Nebenblüte mit 4 Bl. einen Trichter bildend, in der Mitte 1 St. mit rotem Löffel an Stelle der Anthere.
16	10	20	10	—
17	11	22	11	—
18	11	22	11	—
19	11	22	11	—
20	11	22	11	—
21	15	30	15	Blüte sehr in die Länge gezogen; Lg. = 2,4 cm, Br. = 1,6 cm.

7. Exemplar.

Diese Pflanze blieb bis zum 18. Juli im Warmbeet. Die Hauptachse war ebenfalls relativ kurz (9,5 cm). Die Infloreszenz, aus drei Armen bestehend, hatte reichlich geblüht, die Blüten schienen normal zu sein; sie wurden nicht genauer untersucht.

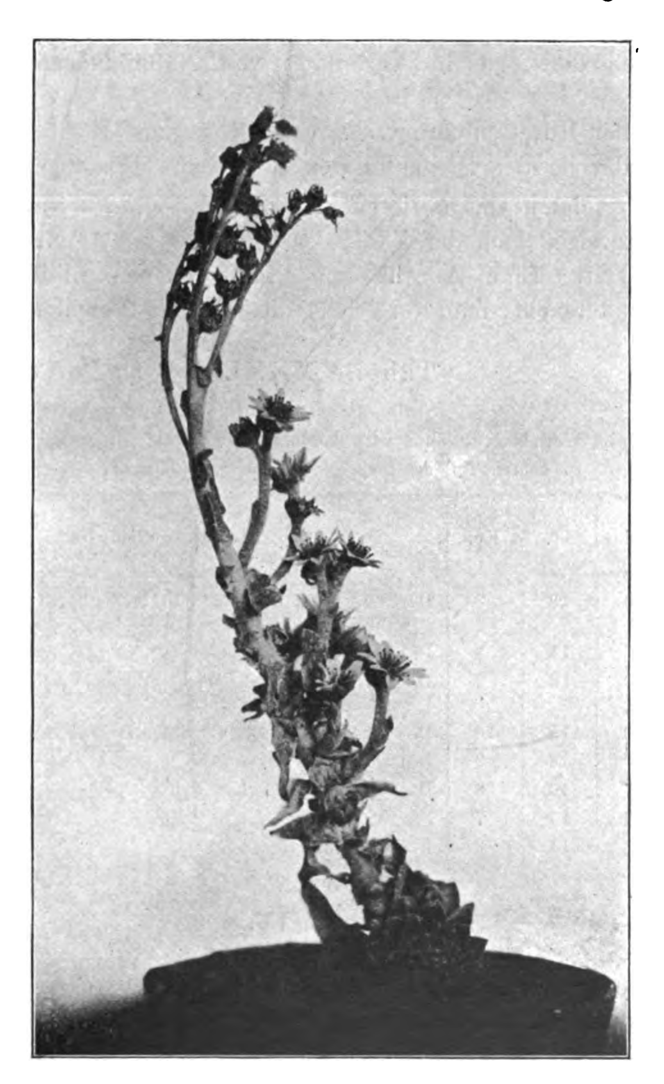
In den Achseln der relativ großen und ganz frischen Stengelblätter wie der alten Rosettenblätter waren überall junge Rosetten.

Versuch III.

Zwei blühreife Rosetten am 3. Mai 1904 in das Warmbeet gepflanzt, beide normal blühend.

1. Exemplar.

Die blühende Infloreszenz wurde am 2. Juni abgeschnitten;



Figur 16. *Sempervivum Funkii.*
Seit 3. Mai 1904 im Warmbeet, am 15. Juli im Topf, Balkon; am 22. Juli 1904 photographiert. Eine Menge lateraler Blütenzweige aus dem mittleren Teil des Stengels, gegen die Basis zu Rosetten. $^1/_3$ nat. Gr.

über ihr weiteres Blühen s. p. 183. Am kurzen Stengelstumpf und in den Achseln der Rosettenblätter entstand bei der weiteren Kultur im Warmbeet eine Anzahl von Rosetten.

2. Exemplar (Figur 16).

Dieses verblieb ungestört im Warmbeet und blühte darin bis zum 14. Juli; es wurde dann in einen Topf verpflanzt. Am 15. Juli zeigte sich die folgende Verteilung von Neubildungen: in den Achseln

der Rosettenblätter . . . 4 Rosetten,
der basalen Stengelblätter 3 kleinere Rosetten.

Dann folgten am mittleren und oberen Teil des Stengels Infloreszenzzweige, 8 an der Zahl; der Stiel war mit 1 oder 2 Blättchen besetzt. Eine Anzahl der gerade offenen Blüten wurde genauer untersucht; man vergleiche die folgende Tabelle.

Tabelle XXXI.

Sempervivum Funkii.

8. Mai 1904 im Warmbeet, 2. Juni normal blühend. Laterale Blütenzweiglein an dem oberen Teil des Stengels, am 15. Juli blühend.

Nr. der Blüte	Bl.	St.	Kp.	Abweichungen im Bau
1	10	18	8	Durchm. = 2,1 cm; Bl. hellrot; 2 St. auffallend breit, wohl Doppelbildung.
2	7	14	9	D. = 1,8 cm.
3	9	18	9	D. = 1,7 cm. 1 St. als Staminodium mit weißlicher, ganz reduzierter Anthere.
4	10	15	10	D. = 1,8 cm. 2 St. als Staminodien.
5	9	18	9	D. = 1,9 cm.
6	7	16	8	D. = 1,7 cm. Bl. fast weiß.
7	7	14	7	Bl. weißlich.
8	9	14	8	Bl. weißlich.

Versuch IV.

Eine Pflanze wurde am 18. März 1904 ins Warmbeet gesetzt. Am 17. Juni trat an der Spitze der überhaupt nicht gestreckten, sehr kräftigen Rosette eine offene Gipfelblüte hervor mit

12 Bl. 24 St. 12 Kp.

Die Blumenblätter waren grünlichweiß, am Grunde zart rötlich; die Staubblätter waren kurz und verkümmert, die Karpide hatten nach der Mitte sich zusammenneigende Griffel.

Rings um die Gipfelblüte saßen 6 junge Rosetten.

Die Pflanze wurde am 22. Juni im Topf in das rote Gewächshaus gestellt. Hier streckte sich die Rosette etwas, ebenso die am Gipfel befindlichen Tochterrosetten. Die Pflanze starb im Herbst ab.

B. Versuche mit beiden Sippen von *S. Funkii* in Töpfen unter verschiedenen Bedingungen.

Versuch V.

Eine blühreife Rosette wurde am 17. März 1903 in das feuchte Gewächshaus (s. p. 194) gestellt. Es entwickelte sich eine typische, reichlich blühende Infloreszenz: 1 Blüte zu 14, 9 Blüten zu 11, 1 Blüte zu 10 Blumenblättern und Karpiden nebst der doppelten Anzahl Staubblätter.

Nach dem Abblühen entwickelten sich an der unteren Stengelhälfte (die obere war abgestorben) Ende Juli und Anfang August kleine Neubildungen. An der Basis fanden sich:

1. zwei sitzende Rosetten,

dann folgten:

2. eine kurz gestielte Blüte mit 9 Blumenblättern,

3. ein Knöspchen zuerst in Form eines Zweigleins mit Rosette, die an ihrer Spitze später eine kleine Blüte trieb (s. Fig. 17), mit 9 Kelchblättern,

5 Bl. 4 (?) St. 6 Kp.

Die Blumenblätter waren rötlichweiß, ungleich, da eines kleiner und schmäler war als die andern. Von den Staubblättern waren 3 normal, mehrere ganz verkümmert, von den Karpiden 2 deutlich, neben 4 verkümmerten;

4. je eine Blüte in den folgenden 3 Blattachseln; eine entfaltet mit:

6 Bl. 1 (?) St. 6 Kp.

Die Blumenblätter klein, rötlich, 1 normales Staubblatt neben andern ganz verkümmerten; Karpide auch wenig entwickelt.



Figur 17. *Sempervivum Funkii.* Rosette mit Blüte (siehe Text), entstanden als Seitenzweig eines Infloreszenzstengels. Pflanze seit 17. März 1903 im feuchten Gewächshaus kultiviert. Gez. 11. Juli 1903. Nat. Gr.

Versuch VI (Figur 18).

Eine blühreife, kurz vor der Streckung stehende Rosette wurde am 7. Mai 1903 bei 28° dunkel gehalten. Die Achse streckte sich

ein wenig, bis zum 19. Mai um 3,7 cm. An diesem Tage stellte ich die Pflanze in das feuchte Gewächshaus (Balkon). Am 14. Juni begann das Blühen. An Stelle der Gipfelblüte fand sich eine wenig entwickelte Rosette. Neben ihr entwickelten sich 3 Arme. Der 1. Arm (links unterhalb der Gipfelrosette in der Figur) endigte mit einer Rosette. Der 2. mittlere (anscheinende Fortsetzung der Hauptachse) endigte in einer eigenartigen Mittelbildung zwischen Rosette und Blüte.



Figur 18. *Sempervivum Funkii.*
Rosette seit 7. Mai 1903 auf Wasser, bei 28° dunkel; am 19. Mai in das feuchte Gewächshaus, Balkon. Rosettenbildung an den Wickelarmen. Gezeichnet am 26. Juni 1903. Nat. Gr.

Sie bestand aus 4 dicken, fleischigen, schraubig angeordneten größeren Blättchen, dann folgten in der Mitte 5 kleine, ebenfalls grüne Blättchen, die nur 2 weißliche Blumenblättchen umschlossen, daneben eine größere Blüte.

Der dritte Arm (rechts in der Figur) endigte in einer typischen Rosette; neben ihr (in der Figur nicht sichtbar) saß eine kleine Knospe mit 6 dicklichen, grünen Blättern, die ebenso gut als Rosetten- wie als Kelchblätter aufzufassen waren, und die in ihrer Mitte 2 weißliche Blumenblätter umgaben.

Der Bau der entfalteten Blüten ergibt sich aus der folgenden Tabelle.

Tabelle XXXII.

Sempervivum Funkii.

7. Mai 1903 auf Wasser, bei 28° dunkel; 19. Mai hell feucht. Terminale Infloreszenz mit Rosetten und Blüten, blühend vom 14.—28. Juni.

Nr. der Blüte	Bl.	St.	Kp.	Abweichungen im Bau
1	12	24	12	am 14. Juni offen. Durchm. = 2,2 cm. Bl. hellrot.
2	11	22	11	wie bei 1.
3	7	4	3 (?)	Bl. ungleich, 4 größere, 3 kleinere; 4 deutliche St., einige ganz verkümmerte; ebenfalls verkümmerte Karpide.
4	9	17	9	am 26. Juni offen.
5	11	22	9	—
6	10	20	10	—
7	7	14	6	—
8	6	6	1	Bl. ungleich, 4 größere, 2 kleine.
9	8	16	7	Durchm. = 2,2.
10	3	0	0	kleine Knospe, bestehend aus 7 dicken fleischigen Kelchblättern und 3 weißlichen Blumenblättern; andere Organe nicht ausgebildet.
11	6	8	2	am 28. Juni offen. Bl. ungleich, 4 rötliche, 2 kleine weißliche; 4 St. normal, 4 verkümmert; 2 normale Kp., dazu kleine Höcker.
12	8	16	8	alles normal.
13	8	8	0	Bl. ungleich, 4 größere, 4 kleinere. 5 St. normal, 3 verkümmert. Kp. ganz verkümmert.
14	7	14	7	—
15	11	22	11	—
16	8	12	6	—
17	7	?	3	Bl. ungleich groß; St. ganz verkümmert, Zahl der Anlagen nicht bestimmt. 2 Kp. gut entwickelt, 1 verkümmert.
18	11	12	11	—
19	8	16	8	—
20	8	16	7	—

Versuch VII (Figur 19).

Die blühreife Rosette befand sich seit 8. April 1903 im roten Gewächshäuschen (Balkon); der Stengel entwickelte einige normale Blüten (s. p. 209). Am 28. Juni wurde die verwelkte Spitze abgeschnitten. Aus den Achseln der Stengelblätter entstanden Neubildungen. Die an der Basis sitzenden Sprosse entstanden zunächst als Rosetten, die dann an der Spitze sich streckten und je eine gestielte Blüte trieben. Dann folgten einige Blütensprosse, bei denen die

basalen Blätter anfangs rosettenartig standen, aber bei der Streckung sich lockerten und als Blätter der einblütigen Infloreszenz erschienen. An den oberen Sprossen wurden diese Blätter immer kleiner, die beiden am meisten apikalen besaßen nur 2 kleine Blättchen.



Figur 19. *Sempervivum Funkii.*
Rosette seit 8. April 1903 im roten Gewächshaus; frühes Absterben der Spitze nach wenigen Blüten. Entwicklung von lateralen Blütensprossen, obere mehr orthotrop und mit wenigen kleinen Blättchen besetzt, basale mehr plagiotrop und mit rosettenartig angeordneten Blättern. Nat. Gr.

Von den Blüten wurden nur die mit den Buchstaben a—d bezeichneten Blüten genau untersucht:

	a)	
9 Bl.	18 St.	7 Kp.
	b)	
10 Bl.	13 St.	7 Kp.
	c)	
7 Bl.	13 St.	7 Kp.
	d)	
8 Bl.	9 St.	7 Kp.

Die Blüte a) war typisch; bei b) waren die Blumenblätter etwas ungleich groß, und eines davon stand vor einem anderen; die Blüte c) hatte 5 normale und 8 verkümmerte Staubblätter; die Blüte d) war sehr abweichend gestaltet. Vier Blumenblätter waren größer als die andern; es waren nur 5 normale Staubblätter vorhanden, daneben noch 4 unentwickelte; von den 7 Karpiden waren nur 3 normal, die andern ganz unentwickelt.

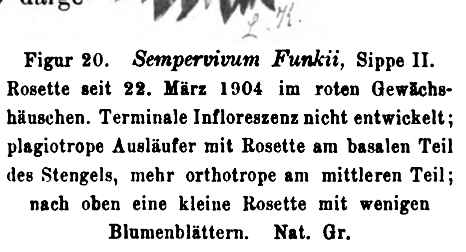
Versuch VIII. *S. Funkii*, Sippe II (Fig. 20.)

Die blühreife Rosette befand sich seit 22. März 1904 im roten Gewächshäuschen und streckte sich auf 12 cm. Die Gipfelblüte öffnete sich mit 11 Bl., 22 St., 11 Kp., und neben ihr saß noch eine kleine Knospe. Es erfolgte keine weitere Entfaltung der terminalen Arme oder Blüten.

Dagegen entstanden im Laufe des Juli Neubildungen aus den Achseln der Stengelblätter im unteren und mittleren Teil, da der obere im Absterben begriffen war. Von der Basis nach der Spitze folgten:

1. eine flache, fast sitzende Rosette,
2. zwei horizontal gerichtete Ausläufer, die an ihrem Ende je eine Rosette trugen,
3. zwei schief aufrechte, kürzere Ausläufer mit Endrosetten,
4. ein fast senkrecht aufwärts stehender Ausläufer, doch ohne deutliche Endrosette,
5. eine kurz gestielte Rosette,
6. eine kleine Rosette mit zwei in der Mitte eingeschlossenen Blumenblättern.

An dieser Pflanze trat eine Erscheinung besonders deutlich hervor, die auch an anderen Exemplaren, besonders bei dem in Figur 19 dargestellten, bemerkbar war. Die an der Basis entstehenden Seitensprosse, auch wenn sie blühten, zeigten ein entschiedenes plagiotropes Verhalten, die apikalen waren mehr orthotrop.



Figur 20. *Sempervivum Funkii*, Sippe II. Rosette seit 22. März 1904 im roten Gewächshäuschen. Terminale Infloreszenz nicht entwickelt; plagiotrope Ausläufer mit Rosette am basalen Teil des Stengels, mehr orthotrope am mittleren Teil; nach oben eine kleine Rosette mit wenigen Blumenblättern. Nat. Gr.

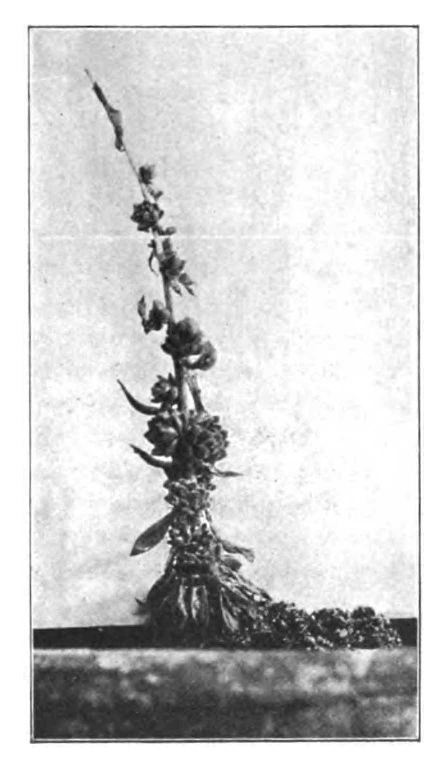
Versuch IX, Sippe II.

Die Pflanze war seit 15. Mai 1903 in guter Gartenerde kultiviert, während des Winters im Topf gehalten und im Frühjahr unter Glas

angetrieben worden. Die normale Infloreszenz wurde am 2. Juni 1904 abgeschnitten und in Erde gesetzt (s. p. 184).

Die alte Rosette, seit 15. Juni auf dem Balkon kultiviert, entwickelte aus ihren Blattachseln eine Anzahl neuer Rosetten, 6 größere und 5 kleinere.

Eine dieser Rosetten wuchs zu einem kleinen Sproß heran, der neben zwei neuen Rosetten eine Gipfelblüte gebildet hatte, die aber nur aus 6 äußeren und 2 inneren Blumenblättern bestand. Weder Staubblätter noch Karpide fanden sich vor, sondern an ihrer Stelle ein paar kleine Höckerchen.



Figur 21. *Sempervivum Funkii*, Sippe II. Rosette am 1. Mai 1904 in das rote Häuschen, am 16. Juni hell auf dem Balkon. Stengel mit Rosetten besetzt, nach oben die kleineren Rosetten mit einzelnen Blüten. 1/3 nat. Gr.

Versuch X. Sippe II.

Drei Exemplare wurden am 1. Mai 1904 in das rote Häuschen (draußen) in eine Schale gesetzt. Die Pflanzen kamen zur Entfaltung einiger normaler Blüten (s. Versuch VI, p. 210).

1. Exemplar
(Pflanze a, s. p. 210) Figur 21.

Länge 21 cm. Die Spitze der Infloreszenz wurde abgeschnitten, und die Pflanze am 16. Juni hell kultiviert, am 28. photographiert. Aus fast sämtlichen Blattachseln waren neue Rosetten entstanden, die am stärksten und kräftigsten an dem basalen Teil des Stengels entwickelt waren. Nach der Spitze hin wurden die Rosetten kleiner, und einige von ihnen gingen zur Blütenbildung über. Die sitzenden oder ganz kurz gestielten, kleinen Blüten hatten folgenden Bau:

1. Blüte	9 Bl.	17 St.	8 Kp.
2. „	9 „	18 „	9 „
3. „	9 „	18 „	9 „

2. Exemplar (Pflanze b, s. p. 210).

Der 25 cm lange Infloreszenzstengel wurde bis zu 2 Dritteln abgeschnitten, die Pflanze am 16. Juni hell gestellt.

Aus den Achseln der Rosettenblätter wie der basalen Stengelblätter entstand eine Menge neuer Rosetten.

3. Exemplar (Pflanze c, s. p. 211).

Die Infloreszenz wurde bis zur Basis abgeschnitten; aus den Achseln der alten Rosettenblätter entstanden 5 neue Rosetten, die einen kugeligen Haufen bildeten.

C. Metamorphosen bei anderen *Sempervivum*-Arten und Crassulaceen.

Bisher sind die Versuche, bei andern Arten eine ähnliche Metamorphose zu bewirken wie bei *Funkii*, nicht mit großem Erfolg gekrönt worden. Allerdings sind auch solche Versuche nur gelegentlich gemacht worden. Nur bei *S. Moggridgii* versuchte ich nach der für *Funkii* erfolgreichen Methode zu verfahren, indem ich 10 kräftige Rosetten am 20. April 1904 in das Warmbeet setzte. Fünf der Rosetten kamen zur Blüte, aber ohne jede Andeutung der Rosettenbildung. Augenscheinlich muß der Versuch früher gemacht werden.

Dagegen beobachtete ich eine Metamorphose bei *S. commutatum*, einer Art aus der *hirtum*-Gruppe. Die Rosette war am 21. Mai ins Dunkle gestellt worden, und sie verblieb darin bis zum 13. Juni. Der Stengel hatte sich gestreckt und zeigte eine Gipfelblüte, weiter aber keine Blütenzweige. Die Pflanze kam in das helle Gewächshäuschen auf dem Balkon. Hier entwickelten sich um die verwelkte Gipfelblüte fünf vegetative Rosetten (s. Fig. 22).



Figur 22.
Semperviv. commutatum.
Rosette am 21. Mai 1904 ins Dunkle gestellt; am 13. Juni hell, Gewächshaus. Gipfelbl. vorhanden, aber verwelkt; rings herum kleine Ausläufer mit Rosetten. Nat. Gr.

Eine sehr ausgesprochene vegetative Metamorphose wurde, wie früher erwähnt, bei *Sedum spectabile* durch rechtzeitige Kultur im blauen Licht erreicht. Eine ähnliche

Metamorphose führte ich bei *Sedum dendroideum* im Winter 1903/04 durch höhere Temperatur und feuchte Luft herbei. Zu einer lebhaften Rosettenbildung in allen Teilen der Infloreszenz brachte ich im Sommer 1903 wie 1904 die hier im Garten als *Umbilicus aizoon* bezeichnete Crassulacee. Dagegen gelang es mir bisher nicht, das Gleiche bei *Sedum dasyphyllum* zu erreichen, bei dem Kerner (Pflanzenleben II, p. 758) den Vorgang beobachtet hat.

D. Über die Polarität bei *Sempervivum Funkii.*

Unter den gewöhnlichen Standortsbedingungen bringt ein Infloreszenzstengel nur an seiner Spitze Blütensprosse hervor; alle seine übrigen Teile bleiben steril. In den letzten Kapiteln haben wir aber Bedingungen kennen gelernt, bei denen auch die Basis Neubildungen erzeugt. Dabei fällt die Tatsache auf, daß die Basis leicht geneigt ist, statt Blüten Rosetten zu bilden. In der Figur 23 gebe ich ein besonders auffallendes Beispiel dieser Art. Nach Beginn des Blühens wurde dem Stengel die Spitze abgeschnitten und er in einem feuchten, hellen Gewächshaus kultiviert. An der Basis des Stengels oberhalb der ursprünglichen alten Rosettenachse ist ein Haufen junger Rosetten gebildet, an dem apikalen Ende kleine Blütensprosse. Hier tritt uns die wichtige Tatsache der polaren Differenzierung entgegen, die durch die Arbeiten Vöchtings (1878, 1884, 1887) festgestellt worden ist, und die er an den Erscheinungen der Regeneration, der Transplantation der Sproß- und Knollenbildung bei Kartoffeln usw. nachgewiesen hat.

Die Frage der Regeneration, die an dem betreffenden Exemplar von *S. Funkii* so klar hervorspringt, brauche ich hier nicht ausführlich zu untersuchen (vgl. dazu Göbel 1902). Meine früher (1903) dargestellte Auffassung, die allerdings bisher keine Anerkennung gefunden hat, wird durch die Versuche mit *Sempervivum* in bester Weise bestätigt.

Die Regeneration ist nicht zu verstehen als bloße Folge einer Form- oder Funktionsstörung, womit überhaupt nichts Bestimmtes ausgesagt wird; sie beruht vielmehr darauf, daß infolge der durch die Verletzung bewirkten Veränderung der physiologischen Prozesse neue Bedingungen geschaffen werden, die notwendig zur Neubildung von Organen in der Nähe der Verletzung führen. Auf Grund meiner Versuche an den Weiden sagte ich:

„Wenn durch eine Verletzung oder eine Abtrennung Wurzeln oder Knospen sich entfalten oder direkt neugebildet werden, so geschieht es deshalb, weil durch die Abtrennung gerade diejenigen Bedingungen geschaffen werden, die an und für sich unter allen Umständen die betreffenden Bildungsprozesse herbeiführen müssen."

Ich brauche nur statt Wurzeln und Sprosse Rosetten und Blütensprosse zu setzen, so gilt der Satz ebenso für *Sempervivum* wie für *Salix*.

Der Satz schließt eine wichtige Folgerung ein, und sie gibt ihm seine Bedeutung als Ausdruck einer klaren Problemstellung.

Wenn ich die Bedingungen für irgend eine Neubildung wenigstens so weit konne, daß ich sie praktisch beherrschen kann, so müßte der Vorgang ganz unabhängig von jeder Verletzung eintreten. Tatsächlich lassen sich, ebenso wie die Wurzeln bei den Weiden, die Rosetten oder Blütensprosse bei *Sempervivum Funkii* ohne Mitwirkung irgend welcher Verletzungen hervorrufen selbst an Orten, wo sie nie bisher beobachtet worden sind.

Der auf eine Verwundung eintretende Gestaltungsprozeß ist nur ein Spezialfall der allgemeinen Erscheinung, daß durch gewisse Veränderungen der Außenwelt Neubildungen von Organen hervorzurufen sind. Die Methode der Verwundung oder Abtrennung kann bei unserer heutigen Kenntnis in vielen Fällen die einzige sein, die zu einem Erfolge führt, sie kann in andern auch heute noch die bequemste sein; aber dadurch wird das Prinzip der viel allgemeineren Methode nicht berührt.

Figur 23.
Sempervivum Funkii.
Rosette nach der Streckung am 27. Juni 1903 geköpft und im feuchten Gewächshaus kultiviert. Gez. 30. Juli 1903. Nat. Gr.

Die von Vöchting erkannte Polarität ist von allgemeinerer Bedeutung als die Regeneration, da sie auch für den unverletzten

Zustand der Pflanze gilt. In ihr drückt sich die Tatsache aus, daß bei einem gegebenen System, zB. einem Stengel, der Ort der Entstehung für die Form der Neubildung von Einfluß ist. Die an der Basis herrschenden Einflüsse wirken dabei mit, die an ihr entstehenden Neubildungen zu Wurzeln oder Rhizomen oder Rosetten zu gestalten, die an der Spitze waltenden dagegen zu Laub- oder Blütenknospen.

Vöchting hat sich mit den Gründen dieses Verhaltens nicht näher beschäftigt; er schreibt es der inneren Konstitution der Art zu und faßt es als eine erblich fixierte Eigenschaft auf. Das eigentliche physiologische Problem hat sich zuerst Sachs gestellt (1880, p. 1180); er sucht es zu lösen durch die Annahme spezifischer Bildungsstoffe für Wurzeln, Sprosse, von denen die einen gemäß einer inneren Disposition und zugleich unter dem Einfluß von Licht und Schwerkraft nach oben, die andern nach unten wandern und an den Schnittflächen die Neubildung hervorrufen (vgl. die kritischen Bemerkungen Pfeffers 1891, p. 234, ebenso von mir u. a.). Gegenüber der Hypothese von Sachs, betreffend die Ursachen der Organbildung, habe ich eine andere Auffassung vertreten (1904, p. 557), nach welcher die Formbildungen einer Spezies bei wesentlich gleicher Qualität der sie zusammensetzenden Substanzen durch quantitative Änderungen äußerer Faktoren zustande kommen. Diese ebenfalls hypothetische Auffassung soll für das Weitere nur die Form des Ausdruckes, nicht die Sache selbst bestimmen.

Ein Weidenzweig ist unter bestimmt gerichteten äußeren und inneren Bedingungen aufgewachsen und hat dadurch eine gewisse, noch nicht näher bekannte anatomische Differenzierung erlangt, infolge deren die Leitung der Stoffe in den beiden Richtungen nach Spitze und Basis ungleich ausfällt. Es erscheint ausgeschlossen, diese gegebene polare Differenzierung selbst zu beseitigen oder sogar umzukehren. Denn man müßte den Sproß neu entstehen lassen und zwar bei umgekehrt wirkenden äußeren Einflüssen, und das ist eben nicht möglich.

Ganz sicher aber läßt sich zeigen, daß der auf der anatomischen Struktur beruhende physiologische Unterschied zwischen Spitze und Basis kein unter allen Umständen wesentlicher Faktor ist, der den Ort der Neubildung entscheidet. Ohne die geringsten Schwierigkeiten gelingt es den Einfluß der polaren Differenzierung zu beseitigen. Bei Weidenstecklingen kann man durch Steigerung der Feuchtigkeit oder der Temperatur (Klebs 1903, p. 104) oder

der Sauerstoffzufuhr (Küster 1904, p. 285) Wurzeln an dem apikalen Ende hervorrufen. Auch die Entfaltung der Laubsprosse bei Weiden konnte Küster (a. a. O., p. 292) mit Hilfe der Zentrifugalkraft beeinflussen. Bei den akropetal zentrifugierten Stecklingen war die Sproßentwicklung von dem apikalen Ende nach dem basalen verschoben. Alle solche Tatsachen lehren, daß der Unterschied zwischen Spitze und Basis rein quantitativer Art ist, in Hemmungen bezw. Förderungen gewisser Vorgänge besteht, die durch Wirkungen der Außenwelt in ihr Gegenteil verwandelt werden können.

Für das eigentliche Grundproblem: wie entsteht die Polarität, sind die Stecklinge holziger Pflanzen sehr ungeeignet. In dieser Beziehung stellen Pflanzen wie *Sempervivum* ein viel günstigeres Material dar, weil der innere Zustand, die angebliche Konstitution, verändert, der Ort der Neubildungen künstlich reguliert werden kann.

Die an irgend einem Ort entstehende Neubildung wird zunächst durch den inneren Zustand, d. h. den ganzen Komplex innerer Bedingungen des Stengels, bestimmt, und dieser Zustand selbst ist das Resultat der vorhergehenden Einwirkung der Außenwelt auf die betreffende Spezies. Eine nicht blühreife Rosette — nach meiner Annahme eine solche mit nicht genügend konzentrierten Nährstoffen — bringt aus den Achseln ihrer Blätter stets nur Ausläufer resp. Rosetten hervor. Verletze ich die Spitze der Achse selbst, so entstehen in der Nähe der Wunde wiederum nur gestielte Rosetten. Wer zufällig nur solche Rosetten zu Regenerationsversuchen benutzte, würde vielleicht daraus schließen, es liege in der inneren Natur der Rosetten, nur Organe ihresgleichen zu erzeugen. Aber diese Folgerung wäre sehr voreilig und falsch. Denn läßt man durch die Einwirkung der Außenwelt die Rosette blühreif werden, läßt man sie sich zum Blütensproß entwickeln und schneidet diesen fort, so entstehen dann aus den Achseln der basalen Rosettenblätter Blütensprosse (vgl. Fig. 1, Taf. VIII) und keine Rosetten.

Eine Verwundung ist auch in diesem Falle nicht absolut notwendig. Ich habe mehrfach gelegentlich beobachtet, daß eine blühreife Rosette im Frühjahr eine kleine Rosette gebildet hatte; aber wenn der Hauptsproß zur Blütenbildung schritt, folgte auch die kleine Tochterrosette und blühte. Außerdem kann man direkt durch geeignete Kultur die Bildung von Blütensprossen aus den basalen Teilen der Achse hervorrufen (s. Textfig. 4, p. 175).

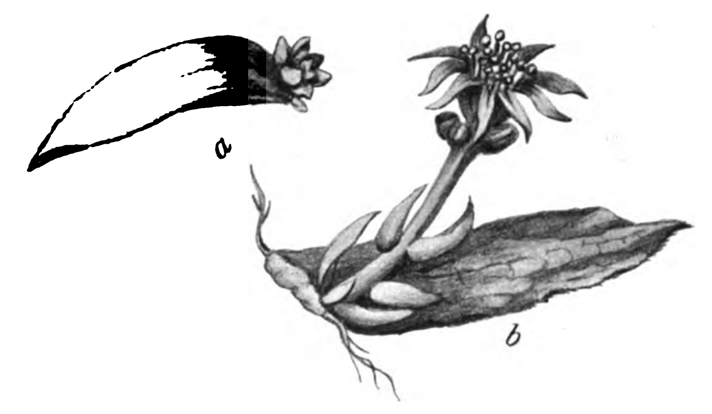
In den beiden Fällen der blühreifen und nicht blühreifen Rosetten kommt eine Polarität nicht wesentlich in Betracht. Es ist nun von großem Interesse, daß unter gewissen Umständen die Polarität entstehen kann. Man kann die Bedingungen dafür bis zu einem gewissen Grade beherrschen und im Versuch herbeiführen.

Die polare Differenzierung zwischen Spitze und Basis, wie sie zB. in Fig. 23 so klar zu Tage tritt, wird dann erreicht, wenn die Basis anderen äußeren Bedingungen ausgesetzt wird als die Spitze. Für das Gelingen jener Versuche mit Blütenbildung an der Rosette selbst muß sie vor und während der Streckung günstigen Blütenbedingungen ausgesetzt sein: hellem Licht, am besten direkter Sonne, bei mäßig trockner Erde und relativ trockner Luft. Sowie ich aber eine blühreife Rosette (kurz vor der Streckung) in sehr günstige Ernährungs- und Wachstumsbedingungen bringe, die dann die Rosettenbildung hervorrufen, zB. in einen reich gedüngten, stets feuchten Boden, in relativ feuchte Luft, so werden die inneren Bedingungen verändert und zwar stärker an der Basis als an der Spitze der sich streckenden Achse, sodaß dort Rosettenbildung erfolgt. Denn die Rosettenblätter liegen direkt der feuchten Erde an, nehmen auf direktestem Wege Nährsalze und Wasser auf, während die sich weiter davon entfernende Sproßspitze stärker transpirieren muß.

Auch was weiter nach diesen Erwägungen zu erwarten ist, tritt tatsächlich ein. Je stärker diese günstigen Ernährungsbedingungen einwirken, um so höher steigt an der Sproßachse ihre Wirkung hinauf, um so mehr treten Rosetten auch in der mittleren Region auf. Schließlich wird die Spitze selbst davon ergriffen, es tritt an ihr Rosettenbildung ein. Es ist leicht einzusehen, wie zwischen den beiden Extremen, Rosettenbildung nur an der Basis, Blütenbildung nur an der Spitze, die mannigfachsten von mir beschriebenen Zwischenstadien zustande kommen können. Die Mannigfaltigkeit beruht auf der verschiedenen Kombination der beiden Gruppen von äußeren Einwirkungen, derjenigen, die den inneren Zustand der Rosette bestimmen, und jener, die während des Versuches herrschen. In jenen Fällen, wo überhaupt Polarität hervortritt, ist sie bedingt durch den verschiedenen Grad der Einwirkung dieser Faktoren auf Spitze und Basis.

Das verschiedene Verhalten der Rosetten je nach ihrem blühreifen oder nicht blühreifen Zustand erinnert an die von Sachs

(1892) festgestellten Beobachtungen bei *Begonia*-Blättern, die, von blühreifen Pflanzen entnommen, früher blühende Adventivsprosse bildeten als die von nicht blühreifen Pflanzen abgetrennten. Einen solchen Unterschied weisen auch die Blätter von *Achimenes* (Goebel 1898, p. 39) auf, je nachdem sie aus der Blütenregion oder von den basalen Teilen des Stengels entnommen sind. Das Gleiche gilt ferner für die Blätter von *Torenia asiatica.* Winkler (1903, p. 100) beobachtete zwar an abgeschnittenen Blättern, gleich an welchem Orte sie entstanden waren, blühende Adventivsprosse und meinte, daß das Blühen von diesen wahrscheinlich nicht mit dem blühreifen Zustand im Zusammenhang stehe. Das ist aber



Figur 24.
Sproßbildung an abgeschnittenen Blättern. *a Sempervivum Funkii.* Bildung einer Rosette. *b Sempervivum spec.* (von einer blühreifen Rosette) mit kleinem Blütensproß. *a* gez. 20. Mai 1904; *b* gez. 9. Juni 1904. Nat. Gr.

doch der Fall, denn wie ich schon früher angab und letztes Jahr von neuem bestätigen konnte, entstehen aus Blättern von *Torenia,* die im Victoriahaus nicht zur Blüte gekommen waren, auch nur Laubsprosse. Mehr gelegentlich habe ich einige Versuche mit abgeschnittenen Blättern von *Sempervivum* gemacht.

Ende April legte ich die Blätter einer kräftigen Rosette von *S. Funkii* auf feuchten Sand in das anfangs noch geheizte Instituts-Gewächshaus. Nach vier Wochen zeigte sich an der Basis der Blätter neben einigen Würzelchen je eine neue Rosette (Fig. 24*a*). Anfang Juni entnahm ich die Blätter einer kurz vor der Streckung stehenden, sicher blühreifen Rosette einer nicht näher bestimmten Art und legte sie auf Sand; das Gefäß stand auf dem Balkon der Sonne ausgesetzt. Nach einem Monat zeigten sich an 4 Blättern

(von 7 lebend gebliebenen) kleine blühende Sprosse entweder als locker beblätterte Stengel (Fig. 24*b*) oder zuerst als Rosetten, die dann in eine wenigblütige Infloreszenz übergingen.

In allen diesen Versuchen mit abgeschnittenen Blättern wird die an ihnen entstehende Neubildung durch den inneren Zustand bestimmt, der selbst wieder durch die vorhergehende Wirkung der Außenwelt hervorzurufen ist. Nach meiner Annahme beruht dieser blühreife Zustand auf einer erhöhten Konzentration der Nahrungssubstanzen, so daß der Unterschied von den nicht blühreifen nur quantitativer Art ist. Wenn auch solche Versuche, wie sie mit den Rosetten von *Sempervivum* gemacht worden sind, für die abgeschnittenen Blätter nicht vorliegen, so ist es doch in hohem Grade wahrscheinlich, daß die blühreifen Blätter durch Steigerung der Wachstumsbedingungen ebenso gnt zur Bildung rein vegetativer Sprosse gebracht werden können. Dagegen wird der Versuch, nicht blühreife Blätter zur Bildung von Blütensprossen zu bringen, an der praktischen Schwierigkeit scheitern, den Ernährungszustand abgeschnittener Blätter bis zu dem nötigen Konzentrationsgrad zu steigern.

Fasse ich das Resultat der Beobachtungen und Erwägungen zusammen, so muß ich wesentlich das wiederholen, was ich an anderer Stelle (1904, p. 612) gesagt habe. Der Charakter der Neubildung an irgend einem Orte des Stengels einer Spezies wird bestimmt:

1. durch die vorauszusetzenden spezifischen Fähigkeiten (Potenzen),

2. durch den jeweiligen Zustand der Zellen des Ortes, d. h. den gerade vorhandenen Komplex innerer Bedingungen,

3. durch die während der Anlage und Entfaltung des sich neu bildenden Organs herrschenden äußeren Bedingungen.

Der Zustand selbst ist an einem gegebenen Ort das Resultat der vorhergehenden Einwirkung der Außenwelt. Durch ihre Lage, sei es näher der Basis, oder der Spitze, können die verschiedenen Orte eines Stengels verschiedene innere Zustände aufweisen, weil teils die direkten Einwirkungen von außen oder die durch die anderen Organe, Wurzel, Blätter usf. vermittelten Wirkungen im ganzen Verlauf des Stengels ungleicher Art sind. Die Abhängigkeit des inneren Zustandes von der Außenwelt macht es nun möglich, ihn zu verändern, und zwar in solchem Grade, daß an jedem Ort jede der möglichen Neubildungen entstehen kann.

Wenn der innere Zustand bis zu einem gewissen Grade durch anatomische Differenzierung fixiert ist, wie z. B. bei holzigen mehrjährigen Gewächsen, so besteht auch dann noch die Möglichkeit, durch Veränderungen der Außenwelt den Charakter der Neubildung zu bestimmen.

Aus der theoretischen Voraussetzung von dem Vorhandensein aller Potenzen in teilungsfähigen Zellen ergibt sich als ideales Ziel die Forderung, jedes Organ an jedem Ort entstehen zu lassen. Wir sind heute weit entfernt von der Erreichung dieses Zieles. Aber für *Sempervivum* (ähnlich für *Ajuga* 1904, p. 613) kann man sagen, daß an jedem Orte des Stengels, der teilungsfähige Zellen enthält, die überhaupt möglichen Organe, wie Ausläufer, Rosetten, Blütensprosse und die mannigfaltigen Zwischenformen von ihnen tatsächlich auch entstehen können.

Abschnitt III.

Allgemeine Übersicht der Variationen bei *Sempervivum Funkii.*

Während die Versuche mit Nährlösung usw. die relativ große Konstanz der Blütenmerkmale auch unter abweichenden Einflüssen der Außenwelt nachwiesen, haben die Versuche der folgenden Kapitel ihre außerordentliche Variabilität kennen gelehrt. An der Hand des Versuchsmaterials will ich einen Überblick der in den beiden letzten Jahren beobachteten Variationen geben, wobei immer *S. Funkii* wesentlich allein gemeint ist. Die Beobachtungen an anderen Arten sollen nur zur Ergänzung in einigen Punkten dienen.

1. Die Rosette.

Die Rosetten an dem Gartenstandort, an dem die Pflanzen seit 12 Jahren ohne besondere Düngung gelebt hatten, waren relativ klein, wenn auch immer noch groß im Vergleich zu den in den Alpen wachsenden Exemplaren. Im Herbst 1903 wählte ich 31 der stärksten Rosetten aus und maß ihren Durchmesser; er betrug:

im Mittel 2,6, Minimum 1,7, Maximum 3,2 cm.

Die Höhe der Rosette war stets etwas geringer als die Breite.

Sowie die Rosetten in gut gedüngter Gartenerde gezogen werden, erreicht der Durchmesser sehr bald höhere Werte; er schwankt zwischen 3,5 und 8 cm. Die größten Exemplare er-

hielt ich durch die Kultur in dem Warmbeet; ich beobachtete Rosetten von 9 cm Durchmesser, 7 cm Höhe. Die Blätter hatten in diesem Falle eine Länge von 4 cm, eine Breite von 1,4 cm. Die Rosettenachse kann unter Umständen sich stärker strecken ohne Beziehung zum Blühen. Hauptsächlich geschieht es unter der Einwirkung farbigen Lichtes. In rotem Licht streckt sich eine 3—4 cm hohe Rosette von *Funkii* im Laufe des Sommers langsam zu einer Höhe von 8—10 cm, wobei aber der Rosettencharakter noch bewahrt bleibt (Fig. 10, p. 208). Bei Kultur nicht blühreifer Rosetten in blauem Licht findet ebenfalls langsam eine Streckung bis zu 7 cm statt; aber die Achse zeigt keinen Rosettencharakter mehr, sondern ist locker mit relativ kleinen Blättern besetzt.

Die Rosetten von *Funkii* und anderen Arten erscheinen durch Anthocyanbildung mehr oder weniger rot gefärbt, und das Gleiche gilt auch für die Stengelblätter der Infloreszenz. Die rote Farbe verschwindet bei den älteren Blättern und tritt bei den jüngeren nicht mehr auf nach längerer Kultur in feuchter Luft. Noch wirksamer ist die Kultur in rotem, am wirksamsten die in blauem Licht. Die intensivste Färbung der Blätter findet sich bei der dunkelrotbraunen Gartenform *triste* (*tectorum*-Form). Der rote Farbstoff kann noch bei Kultur im Dunkeln an einzelnen jungen, fast weißen Blättern erscheinen; er erhält sich bei Kulturen im roten Licht am Grunde der Blätter, verschwindet aber völlig im blauen Licht. Stellt man die Pflanze mit den glänzenden hellgrünen Blättern hell und trocken, so entsteht in allen die rote Farbe.

Die Größe, Gestalt und der anatomische Bau variieren unter wechselnden äußeren Verhältnissen; ich verweise auf die eingehende Arbeit Brenners (1900). Auch die Behaarung wechselt; besonders wird sie im blauen Licht vermindert. Diese Wirkung ist am auffälligsten bei Arten wie *Moggridgii*, die an der Spitze ihrer Blätter einen besonderen Schopf langer weißer Haare besitzen; sie sind im blauen Licht sehr reduziert.

Die im Sommer nicht zum Blühen kommenden Rosetten entwickeln aus den Achseln ihrer Blätter ganz kurze Ausläufer, die gleich an ihrem Ende eine neue Rosette bilden. Daher sitzen die Tochterrosetten der Mutter dicht gelagert an. Die Zahl, Größe und Form der Tochterbildungen hängt auch hier wesentlich von den Außenbedingungen ab. Je besser die allgemeinen Wachstumsbedingungen, um so größer die Zahl der Tochterrosetten. In gut

gedüngter Erde kann ihre Zahl zwischen 11 und 15 schwanken. Den schärfsten Gegensatz dazu bilden die seit dem Frühjahr im blauen Licht kultivierten Rosetten, die während des ganzen Sommers überhaupt keine Tochterrosetten erzeugen.

Die so schnell eintretende Rosettenbildung am Ende eines Ausläufers ist gebunden an helles Licht und relative Trockenheit. Im Dunkeln, besonders in feuchter Erde wächst der Ausläufer als solcher lange fort; dasselbe geschieht aber auch im blauen Licht, wenn man Rosetten mit jungen Ausläufern hineinstellt. Sie wachsen dann bis in den Herbst hin langsam fort, ohne zur Rosettenbildung zu schreiten.

Die Bildung von Ausläufern resp. Rosetten ist nicht beschränkt auf die Achseln der eigentlichen Rosettenblätter, sondern kann an allen Orten der gestreckten verzweigten Infloreszenz, ebenso auch an abgeschnittenen Blättern stattfinden, wie das für manche Crassulaceen lange bekannt ist (Penzig I, p. 465). Nur an den Wurzeln konnte bisher die Entstehung von Rosetten nicht festgestellt werden.

2. Blühreife, Blütezeit.

Die vegetativ entstandenen Rosetten brauchen unter den Bedingungen des Gartenstandortes mindestens 3—4 Jahre, bis sie den blühreifen Zustand erreichen. Genauere Bestimmungen ließen sich bisher nicht machen. Es ist mir bisher nicht gelungen, einjährige Rosetten, d. h. in dem zweiten Jahre ihres Lebens, zum Blühen zu bringen. Es muß aber möglich sein, weil in so vielen Versuchen Rosetten im gleichen Jahre ihrer Entstehung zur Blüte gelangen, vorausgesetzt, daß sie an einem blühreifen Exemplar entstanden sind. Anderseits kann die Blühreife wieder rückgängig gemacht werden am besten durch die Kultur in gut gedüngtem, feuchtem Warmbeet; wie lange das möglich ist, muß die Zukunft lehren.

Nach den Erfahrungen der letzten 3 Jahre ist die Blütezeit von *S. Funkii* am Gartenstandort sehr bestimmt und beschränkt. Im Mai beginnt die Streckung, im Juni erfolgt die Blüte. Im Jahre 1903 beobachtete ich bei einigen zurückgebliebenen Exemplaren die letzten Blüten Anfang August. Die verschiedene Kulturweise veranlaßt weitgehende Änderungen der Blütezeit. Die ersten Blüten beobachtete ich 1904 Ende April, die letzten Anfang

Dezember. Im eigentlichen Winter gelang es mir bisher nicht, Blüten zu beobachten, weil die richtige Methode dafür noch nicht gefunden ist.

3. Entstehungsort der Blüten.

Die Blüten entstehen an der gestreckten Infloreszenzachse direkt aus der Spitze und aus den Vegetationspunkten der cymös verzweigten Wickelarme. Aber sie vermögen nach den Versuchen an allen Orten des Stengels mit teilungsfähigen Zellen zu entstehen:

1. an Seitentrieben aus den Achseln aller Stengelblätter der Infloreszenzachse,
2. an Seitentrieben aus den Achseln der alten Rosettenblätter,
3. an ausläuferartigen Trieben der Rosettenblätter,
4. aus den Vegetationspunkten der neu gebildeten Tochterrosetten,
5. aus der Basis abgeschnittener Blätter.

Den letzten Fall der Entstehung habe ich allerdings bei *S. Funkii* noch nicht konstatiert, weil ich zufälligerweise den geeigneten Versuch nicht angestellt habe. Dagegen wurde er mit einer nicht näher bestimmten Form der *tectorum*-Gruppe ausgeführt.

4. Der Blütenstand.

Die blühreife Rosette treibt von Mai bis Juni einen aufrechten, beblätterten Stengel, der mit einer Gipfelblüte abschließt und eine Anzahl Arme mit Blüten bildet.

Die Länge bis zur Gipfelblüte betrug durchschnittlich am Gartenstandort

1902 bei 35 Exemplaren 18,2 cm
1903 „ 36 „ 14,6 „ } durchschn. 16,4 cm.

Die Zahl der Arme schwankte zwischen 2 und 5. Es hatten:

	1902	1903
2 Arme	5 Pfl.	6 Pfl.
3 „	25 „	30 „
4 „	4 „	
5 „	1 „	

Im Jahre 1902 hatte ich bei jedem Individuum nur die längsten Arme gemessen; der Durchschnitt war 6,6 cm. Im Jahre 1903 zeigten die 102 Arme die durchschnittliche Länge von 3,3 cm, Minimum 1,5, Maximum 6 cm.

Die mittlere Zahl der Blüten betrug 1903 pro Individuum 10,6, Minimum 7, Maximum 19. Schon an dem gleichen Standort schwankt, wie die obigen Zahlen zeigen, die Länge des Stengels wie der Arme beträchtlich. Die Verminderung 1903 war ein Zeichen der schwächeren Ernährung; im folgenden Jahre war überhaupt die Bildung der Infloreszenzen an dem betreffenden Standort sehr vermindert. In den mannigfachen Kulturversuchen traten noch sehr viel größere Schwankungen auf; es hat keinen Wert den Durchschnitt anzugeben, und ich begnüge mich, die Grenzen zu bezeichnen.

Das eine Extrem ist die völlige Unterdrückung des Stengels und der Achse; die Rosette erzeugt eine einzige sitzende Gipfelblüte (s. p. 252). Das andere Extrem ist eine sehr starke Streckung der Achse. Die längsten Stengel erreicht man im roten Licht; hier beobachtete ich Exemplare mit 19, 21, 24, 25 und im Maximum 44 cm (Lg. bis zur Gipfelblüte).

Auch bei eingetretener Streckung können die Arme ganz unentwickelt bleiben wie bei vorhergehender Einwirkung von 30° und bei Einwirkung des blauen und roten Lichtes. Anderseits kann die Zahl der blühenden Zweige vermehrt werden. Ich gebe die Zahlen für die Hauptinfloreszenzen an einigen der seit 20. April 1904 im Warmbeet kultivierten Exemplare:

No. der Pflanze	Zahl der Arme	Länge der Arme	Zahl der Blüten an den Armen	Gesamtzahl der Blüten
1	3	7,5—8,5 cm	7—8	23
2	4	5,4—6,4 „	5—9	27
3	4	5,4—6,2 „	6—8	29
4	8	3—7,8 „	4—12	53

Das Maximum, das bisher von mir erreicht wurde, zeigte sich bei dem früher besprochenen und abgebildeten Exemplar (s. p. 175), das 17 mehrblütige Arme neben 4 Einzelblüten und die Gesamtsumme von 88 Blüten besaß.

Eine weitgehende Umgestaltung der Infloreszenzachse erfolgt bei ihrer Metamorphose in einen vegetativen Stengel. Der Versuch muß im Frühjahr gemacht werden, bevor die Blütenanlagen erscheinen. Durch höhere Temperatur, noch besser durch Kultur in blauem Licht wird diese Umstimmung herbeigeführt. Später in helles Licht gebracht, bildet die Infloreszenzachse eine Rosette an ihrer Spitze. In blauem Licht während des ganzen Sommers gehalten wächst die Achse als aufrechter Stengel ununterbrochen weiter.

5. Blütengröße (Figur 25).

Die normalen Blüten sind strahlenförmig ausgebreitet. Als Durchmesser der Blüte bezeichne ich den Durchmesser des von den Blumenblättern eingenommenen Kreises. Nach 172 Messungen an Blüten der terminalen Infloreszenzen bei gut kultivierten Individuen beträgt der Durchmesser:

im Durchschnitt 2,4, Min. 1,9, Max. 3 cm.

Unter der Einwirkung des roten oder blauen Lichtes, der Dunkelheit, der Ernährungsverhältnisse bei vielen lateral entstehenden Zweigen sinkt die Größe herab; es finden sich sonst ganz typisch gebaute oder auch anormale Blüten mit 1,2—1,7 Durchmesser. Bei weiterer Größenabnahme kommt noch der Mangel völliger Ausbreitung hinzu, so daß solche Messungen überhaupt nicht zu machen sind.

6. Blütenfarbe.

Die Blumenblätter sind lebhaft rot gefärbt; ein mittlerer Längsstreifen tritt dunkler gefärbt noch besonders hervor.

Diese Farbe ist unter allen Blütenmerkmalen das am leichtesten veränderliche, d. h. die Bedingungen für sie dürfen nur in relativ engen Grenzen schwanken. Die verschiedensten äußeren Einwirkungen, die die Ernährung etwas herabsetzen, Dunkelheit, rotes, blaues Licht, Entblätterung, Kultur abgeschnittener Blütenstände usw. bewirken eine Änderung der Farben, eine Schwächung ihrer Intensität. Man beobachtet die verschiedensten Grade dieser Schwächung bis zu einem Weiß, bei dem nur noch mikroskopisch das Vorhandensein einzelner roter Zellen festzustellen ist.

Die Farbe nimmt nicht immer gleichmäßig ab. Besonders häufig wird der obere Teil der Blumenblätter am stärksten betroffen, er erscheint weiß, während die untere Hälfte rot gefärbt ist. Bei noch stärkerer Veränderung wird das Blumenblatt grünlich, indem gewisse Partien das Chlorophyll ihrer Chromatophoren bewahren; es gibt dann ein Nebeneinander von Grün, Weiß, Rot. Bei einem Teil der im Warmbeet kultivierten Exemplaren zeigten sich die Blumenblätter gelblich rot gefärbt; ich bemerkte das bei einem Exemplar von 1902. Ebenso bemerkte ich die gleiche gelblich rote Farbe bei einem 1904 im Warmbeet kultivierten Exemplar. Doch bin ich nicht ganz sicher, ob hier tatsächlich eine direkte Wirkung der Kultur vorliegt. Das gilt besonders für die gelblich-rötliche

Farbe des Exemplares von 1903 (s. p. 235), dessen Tochterrosetten mit gleicher Farbe 1904 blühten. An dem Gartenstandort wie an den Kulturexemplaren wurde diese Farbe sonst nie beobachtet.

Die rote Farbe der Filamente der Staubblätter ist viel konstanter als die Farbe der Blumenblätter. Selbst wenn diese weiß erscheinen, schimmern die Filamente rot. Aber auch diese Farbe verschwindet unter Umständen, besonders bei den im blauen Licht entfalteten Blüten und in Verbindung mit den Umgestaltungen in den sehr abweichend gebauten Blüten. Die Karpide sind normalerweise ebenfalls rötlich gefärbt; ihre Farbe verhält sich im wesentlichen wie die der Blumenblätter; sie verschwindet aber noch etwas leichter.

7. Die Zahl der Blütenglieder.

Die typischen Blüten sind äußerst regelmäßig gebaut; sie bestehen aus einer gleichen Anzahl von Kelch-, Blumenblättern, Karpiden und aus der doppelten Anzahl von Staubblättern. Die Zahl der Glieder schwankt bei den Blüten des gleichen Individuums, sowie bei verschiedenen Individuen innerhalb gewisser Grenzen, die sich auch bei relativ großen Schwankungen der Luftfeuchtigkeit, der Konzentration der Nährsalze, der Lichtintensität usw. erhalten. Dagegen ändern sich die Zahlen, sowie die äußeren Einflüsse während der Anlage der Blüten tiefer eingreifen. Ich stelle in einer Tabelle (folg. Seite) zunächst die Fälle nach der Zahl der Blumenblätter zusammen.

In der Tabelle sind links die 600 Blüten normal kultivierter Individuen angeordnet (530 s. p. 172, 70 s. p. 177), rechts die 287 Blüten aus den Versuchen in den Kapiteln 3 und 4.

Der Vergleich der Zahlen auf den beiden Hälften der Tabellen lehrt unmittelbar die weitgehenden Veränderungen, die durch die abweichenden Lebensverhältnisse hervorgerufen wurden. Bei gewöhnlicher Kultur erstreckt sich die Variationsbreite zwischen 9 und 16, bei abweichender Kultur zwischen 3 und 20. Nicht mitgezählt sind die mehrfach beobachteten Fälle, in denen die Blüten fast vollständig in Rosetten umgewandelt waren (s. p. 254, 257), die als letzten Rest der Blütenglieder nur noch 2 Blumenblätter einschlossen.

Bei den Pflanzen der gewöhnlichen Kultur liegt der Gipfel der Variationskurve auf der Zahl 11, der für 50 % der Blüten gilt; bei abweichender Kultur liegt der Gipfel auf der Zahl 8, ohne aber so stark hervorzutreten, da die Blüten mit den Zahlen 9

Tabelle XXXIII.
Zahl der Blumenblätter.

Normal kultivierte Pflanzen			Abweichend kultivierte Pflanzen	
Zahl der Blumenblätter	Zahl der Blüten	auf 100 berechnet	Zahl der Blüten	auf 100 berechnet
3	—	—	1	0,3
5	—	—	3	1
6	—	—	12	4,1
7	—	—	47	16,3
8	—	—	**67**	**23,3**
9	12	2	55	19,1
10	63	10,5	59	20,5
11	**309**	**51,5**	23	8
12	151	25,1	8	2,8
13	32	5,3	3	1
14	18	3	—	—
15	14	2,3	5	1,8
16	1	0,2	2	0,7
17	—	—	1	0,3
20	—	—	1	0,3

und 10 nur in wenig geringerer Menge vorkommen. Im allgemeinen drückt sich eine sehr deutliche Verschiebung nach den Minus-Varianten aus. Auf die Zunahme der höheren Blumenblattzahlen ist kein großes Gewicht zu legen, weil die wenigen Fälle mit 17 und 20 wahrscheinlich auf die Folgen einer Verwachsung zweier Blüten zurückzuführen sind.

Der Unterschied in den Zahlenverhältnissen tritt sogar scharf bei dem gleichen Individuum hervor; vergl. die Tabellen, die sich auf die mit Nährsalzlösung kultivierten Individuen beziehen. Ich gebe als Beispiel die Zahl der Blumenblätter an zwei Individuen auf 0,6 und 1,5 Knoplösung:

0,6 Knoplsg.		1,5 Knoplsg.	
Term.-Infl.	Lateral-Infl.	Term.-Infl.	Lateral-Infl.
1 zu 14			
1 „ 13		1 zu 13	
9 „ 12		2 „ 12	
14 „ 11	3 zu 11	7 „ 11	
	3 „ 10		1 zu 10
	2 „ 9		6 „ 9
	9 „ 8		7 „ 8
	2 „ 7		1 „ 5

Das Verhältnis der Gliederzahlen in einer Blüte ist unter gewöhnlichen Kulturbedingungen relativ konstant. Unter 530 Blüten (s. p. 173) fanden sich 10,9 % abweichende Fälle, bei dem schon etwas abweichend kultivierten Exemplar (s. p. 176) mit 70 Blüten 25,7 %, in der Gesamtheit von 600 Blüten 12,6 %. Vor allem aber handelt es sich dabei stets um kleine Abweichungen, die die Karpidenzahl betreffen, um die Verminderung von 1 Kp. in der größten Mehrzahl der Fälle, selten von 2 Kp. oder um die Vermehrung von 1 resp. 2 Kp.

Unter den veränderten Lebensbedingungen tritt die selbständige Variation aller Blütenglieder in hohem Grade hervor. Unter den gezählten 287 Blüten fanden sich 187 mit abweichenden Verhältniszahlen, d. h. 65 %, und die Abweichungen gingen, wie ein Blick auf die Tabellen zeigt, außerordentlich viel weiter. Bei der Besprechung der einzelnen Glieder wird der Umfang der Variation für jedes näher besprochen werden.

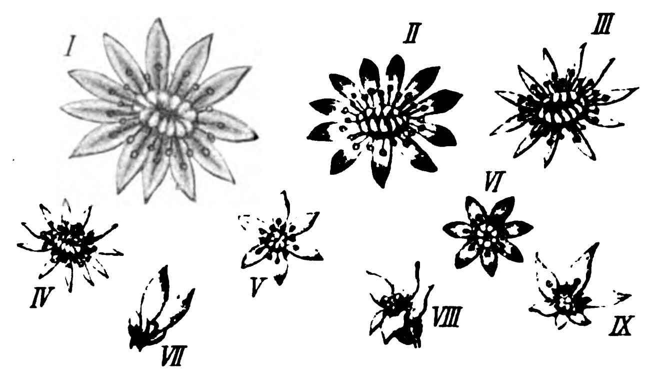
8. Symmetrie der Blüte (Figur 25).

Die typische Blüte, deren Glieder in regelmäßigen Wirteln angeordnet sind, ist in ausgesprochenem Grade radiär symmetrisch. Der symmetrische Bau bleibt bewahrt, wenn auch die Zahl der Glieder wechselt, so lange ihr gegenseitiges Verhältnis unverändert bleibt. Die geringste Gliederzahl der Blumenblätter, die noch mit strenger Symmetrie verbunden sein kann, ist 6, bei den Staubblättern 12 (Fig. 25, V). Sinkt die Zahl der Blumenblätter unter 6, so ist nach den bisherigen Erfahrungen die Blüte in allen Teilen verändert; aber die Menge solcher Blüten ist zu klein, um ein sicheres Urteil zu gestatten.

In den abweichend gebauten Blüten ist Asymmetrie eine sehr häufige Erscheinung. Sie tritt schon ein, wenn eines der Glieder, seien es Blumen-, Staub- oder Fruchtblätter, in verminderter oder vermehrter Zahl auftritt. Selbst bei gleichbleibender Gliederzahl erfolgt Asymmetrie bei ungleicher Ausbildung der Teile des gleichen Quirles und ebenso durch Veränderung in der Stellung. Alle drei Arten asymmetrischer Ausbildung wirken bei vielen Blüten zusammen, um sie zu höchst unregelmäßigen Gebilden zu machen.

Die asymmetrische Ausbildung ist bei den Blumenblättern am auffälligsten. In manchen Blüten sind sie ungleich groß (Fig. 25, VIII—IX), und zwar sind die an einer Stelle des Umfanges befindlichen Blätter viel kleiner als die übrigen und unterscheiden

sich auch durch hellere Farbe. Dazu kommt die Abweichung von der regelmäßigen Verteilung und der Übergang aus der Quirlstellung in die schraubige Stellung. In den Tabellen finden sich vielfach die Angaben, daß die Blumenblätter in 2 Gruppen durch dazwischenliegende Lücken getrennt sind, oder daß nur eine größere Lücke vorhanden ist. Dabei rücken einzelne Blumenblätter aus dem Quirl heraus, sie rücken vor ihre Nachbarn und decken diese, oder stehen zu diesen direkt opponiert. Noch auffallender wird ein solches Herausrücken, wenn das Blatt sich



Figur 25. *Sempervivum Funkii.*

Normale und veränderte Blüten. *I*: 12 Blumenbl., diese waren rot mit dunklerem Mittelstreifen. *II*: 11 Blumenbl., gelblich, am vorderen Teil rötlich. *III*: 10 Blumenbl., weißlich. *IV*: 11 Blumenbl., klein, weiß. *V*: 6 Blumenbl., hellrot. *VI*: 7 gleichmäßig dunkler rot. *VII—IX*: asymmetrische Blüten. *VII*: nur 2 Blumenbl. (keine Staubbl. und Karpide). *VIII*: 5 ungleich große Blumenbl., rötlich-weiß. *IX*: 6 ungleich große Blumenbl. — Blüte *I* und *II* von Pflanzen im Warmbeet kultiviert, *III* Pflanze bei 30° dunkel, *IV* dunkel auf Zuckerlösung, *V—IX* an lateralen Blütenzweigen. Nat. Gr.

radial zwischen die Staubblätter stellt, oder zwischen den Kelchblättern und sogar mitten in den Karpiden sitzt. Bei einer Blüte (Tabelle XI) standen die 16 Blumenblätter fast in 3 Kreisen bei völligem Mangel an Staub- und Fruchtblättern. Ob hier eine petaloide Umbildung dieser Organe stattgefunden hatte, war nicht festzustellen, wenn auch sehr wahrscheinlich. Solche Veränderungen finden sich ebenso bei den Staubblättern. Die epipetalen sind an ihrer Basis gewöhnlich mit den zugehörigen Blumenblättern verbunden; aber diese Verbindung löst sich, die Staubblätter stehen für sich in den Lücken oder sie stehen zu 2 oder 3 am gleichen Blumenblatt usw. Noch häufiger sind Abweichungen der Anordnung bei den Karpiden (siehe weiter unten).

9. Die Kelchblätter.

Bei meinen Blütenuntersuchungen sind die Kelchblätter lange nicht so genau beobachtet worden, wie die anderen Organe. Der Regel nach sind sie in gleicher Anzahl wie die Blumenblätter vorhanden und alternieren mit diesen. Aber auch für sie kommen die gleichen Variationen in Betracht. Wie ein Blick auf die Tabelle (p. 246) zeigt, variiert die Zahl der Kelchblätter in den abweichenden Blütenformen unabhängig von der Zahl der anderen Organe; sie kann im Verhältnis zu diesen vermehrt oder vermindert sein. Auch die Ungleichheit in der Größe der einzelnen Glieder tritt vielfach hervor; in einem Falle nahmen einige der Kelchblätter die Form und Färbung der Blumenblätter an.

Die quirlförmige Stellung wird ebenfalls verändert; die Kelchblätter decken sich mehr oder minder dachziegelartig. Besonders deutlich tritt der Übergang aus der Quirlstellung zur schraubigen Stellung bei jenen Blüten hervor, die Zwischenformen von Rosetten und Blüten darstellen. Die Kelchblätter sind dann zu schraubig gestellten, dicklichen, fleischigen Laubblättern umgewandelt, die im Zentrum noch typische Blumenblätter einschließen (s. p. 254).

10. Die Blumenblätter (Figur 25).

Die Variationen in der Zahl, Farbe, Anordnung sind bereits besprochen worden; hier ist noch einiges über die Änderungen der Form hinzuzufügen.

Die Blumenblätter typischer Blüten aus dem Gartenstandort schwankten:

in der Länge zwischen 8,5—9 mm,
„ „ Breite „ 2,5—3 „

Bei gut ernährten Exemplaren kann auch die Größe etwas zunehmen; die größten Blätter hatten

eine Länge von 10,5 mm,
„ Breite „ 3,8 „

Im Durchschnitt sind die Blumenblätter $2\frac{1}{2}$ bis 3mal so lang als der Kelch. Bei schwächerer Ernährung, besonders im Dunkeln bei 30°, nehmen die Blumenblätter rascher an Länge ab als die Kelchblätter; in extremen Fällen sind sie fast so kurz wie diese. Unter den gleichen Bedingungen stehen sie, auch wenn ihre Länge wenig reduziert ist, aufrecht statt strahlig ausgebreitet.

Die Form der Blumenblätter ändert sich durch eine Abnahme des Breitendurchmessers. In typischen Blüten berühren sich die Blätter mit ihren seitlichen Rändern; sie tun es auch bei abweichenden Blüten mit stark verminderter Zahl (Blume VI, Fig. 25). Durch relative Abnahme der Breite treten sie weiter auseinander (Fig. 25, III, IV), oder sie ziehen sich an den unteren Rändern stärker zusammen (Fig. 25, II). Die Abnahme der Breite kann so weit gehen, daß ein einfacher rot gefärbter und bewimperter Faden übrig bleibt.

In seltenen Fällen ist das Blumenblatt an der Spitze gespalten, oder die auffallende Breite von ihm läßt eine Verwachsung vermuten. In den Tabellen finden sich auch einzelne Angaben über seitliche oder auf dem Rücken stehende Anhängsel.

Gegenüber den von Vöchting beobachteten Fällen, ebenso den bei *Campanula trachelium* erwähnten Blüten (s. p. 167), in denen die Blumenkrone stärker reduziert wird als die Staubgefäße, und namentlich als der Griffel, läßt sich bei *Sempervivum Funkii* eine größere Widerstandsfähigkeit der Blumenblätter feststellen. In den am stärksten reduzierten Blüten, die dann auch nicht mehr geöffnet werden, sind die Blumenblätter noch gut ausgebildet, während die anderen Organe völlig oder beinahe verschwunden sind. Bisher konnte ich keinen Fall konstatieren, in dem die Blumenkrone fehlte. Dagegen gelang es mir bei *S. alpinum* (?), den Fall zu beobachten (s. p. 238, Tab. XXVI, Fig. 3, Taf. VIII), wo bei normaler Ausbildung der Staubblätter und Karpiden die Blumenkrone völlig fehlte. Es ist sehr wahrscheinlich, daß auch bei *S. Funkii* diese Apetalie bei Blüten unter besonderen Umständen zu veranlassen sein wird.

11. Die Staubblätter.

Die in 2 Kreisen angeordneten Staubblätter bestehen aus Filament und Anthere. Das erstere ist flach gedrückt und verjüngt sich gegen die Spitze, die die Antherenhälften trägt, von denen jede durch einen seitlichen Längsspalt den klebrigen, gelben Pollen hervortreten läßt. Das Filament ist lebhaft rot gefärbt und nur an der Basis mit einzelnen Drüsenhaaren besetzt. Die dem Kelch gegenüberstehenden Staubblätter stehen etwas höher als die epipetalen.

Die Zahl der Staubblätter ist doppelt so groß als die der Blumenblätter. Dieses Verhältnis ist bei gewöhnlicher Kultur

ungemein konstant. Unter den 600 Blüten habe ich nur 9 Fälle beobachtet, in denen die Zahl der Staubblätter verändert war, es fanden sich:

4 Blumen mit der Verminderung um 1 St.,
2 " " " " " 2 "
3 " " " Vermehrung " 2 "

Bei 3 unter den ersten 4 Blumen lag der Verminderung sicher eine Verwachsung von 2 Staubblättern zugrunde, wie aus der Doppel-Anthere zu sehen war. Ziehen wir diese Fälle ab, so bleiben 6 abweichende Fälle, d. h. 1 %, übrig.

Für die veränderten Blüten ist die Variation in den Zahlen der Staubblätter besonders häufig und charakteristisch, unter 287 gab es 140 solcher Blüten, d. h. ca. 49 %. Die engen Beziehungen zu den Blumenblättern, auf denen irgendwie das Verhältnis der Zahlen beruht, sind dabei vielfach durchbrochen und gelöst. Die Zahl der Staubblätter kann im Verhältnis zu der der Blumenblätter vermehrt oder vermindert werden. Ich gebe aus der Tabelle die Beispiele für die Vermehrung:

Zahl der Bl.	Zahl der St.	Vermehrung der St.	Zahl der Fälle
6	13	1	2
7	15	1	4
7	16	2	3
8	17	1	1
9	19	1	1
9	20	2	1
10	22	2	1
10	23	3	1
11	24	2	1
11	26	4	1
13	28	2	1
17	41	7	1
20	48	8	1

Die Hälfte der Fälle mit Vermehrung gehört Blüten an mit geringer Gliederzahl. Häufiger sind die Blüten mit verminderter Zahl der Staubblätter, und hier gibt es, wie die Tabellen zeigen, die allerverschiedensten Zahlenverhältnisse von Blumen- und Staubblättern. In der einen Gruppe von Fällen sind 1, 2, 3 oder noch mehr Staubblätter ganz ausgeblieben, während die vorhandenen normal ausgebildet sind. Dann treten in anderen Fällen die ver-

schiedenen Grade einer Verkümmerung ein bis zu einem völligen Verschwinden des gesamten Androeceums.

Diese Verkümmerung kann in verschiedenen Richtungen erfolgen, je nachdem sie in erster Linie das Filament oder die Anthere betrifft. Der letztere Fall ist wohl der häufigere. Zuerst leidet die Ausbildung des Pollens (im blauen Licht, bei 30° usw.), dann verliert die Anthere die Fähigkeit des Sichöffnens. Weiter schreitend bewirkt die Reduktion ein Kleinerwerden der Anthere, sie erscheint nur noch als ein rötliches oder weißliches Köpfchen oder Schnäbelchen. Wir haben hier den nicht seltenen Fall der Staminodien, die in wechselnder Anzahl in einer Blüte erscheinen und die schließlich zu roten fadenartigen Gebilden werden, deren morphologische Natur nur aus der Stellung beurteilt werden kann. Der umgekehrte Fall, der für sich oder auch zusammen mit der anderen Art der Verkümmerung erscheint (s. Tab. XXIX, p. 246), besteht in einer starken Verkürzung des Filamentes, so daß schließlich fast sitzende Antheren in der Blüte vorhanden sind. Die einzelnen Teile des gleichen Organes können demnach selbständig variieren.

12. Die Verwachsung der Staubblätter.

Unter den 530 Blüten typischer terminaler Infloreszenzen kam kein Fall einer solchen Verwachsung vor, wohl aber fanden sich 3 Blüten mit je einem Doppelpaar bei den lateralen Blüten des besonders kultivierten Exemplares (70 Blüten) vor (s. p. 177). Unter den veränderten Blüten ist die Verwachsung relativ selten; ich beobachtete nur in je einer Blüte bei 14 Exemplaren eine Verwachsung der Filamente mit deutlicher Trennung der Antheren, und in je einer Blüte von zwei anderen Exemplaren 2 sehr breite Staubblätter mit je einer großen unförmlichen Anthere, die höchst wahrscheinlich durch völlige Verwachsung entstanden waren.

13. Die Petalodie (Figur 26).

Die Umwandlung eines Staubblattes in ein Blumenblatt wurde unter den 600 normalen Blüten nicht beobachtet. Überhaupt scheint die Petalodie bei den *Sempervivum*-Arten äußerst selten zu sein, gefülltblühende Formen gibt es nicht.

Unter den 17 genauer geprüften Exemplaren zeigten 6 in einzelnen Blüten petaloide Staubblätter; in der Gesamtheit waren es

14 Blüten unter 287, d. h. ca. 5 %. Die Blüten zeigten folgende Anzahl der umgeänderten Staubblätter:

	Zahl der Blüten		Zahl der petaloiden Staubbl.
Pflanze I	1	mit	1
	1	„	3
	1	„	2
	1	„	4
„ II	1	„	1
	1	„	2
	1	„	3
„ III	1	„	1
„ IV	1	„	1
„ V	1	„	1
	1	„	1
	1	„	1
	1	„	1
„ VI	1	„	4

Die höchste Zahl der in einer Blüte beobachteten petaloiden Staubblätter beträgt demgemäß 4.

In allen diesen Fällen war die Petalodie deshalb unzweifelhaft, weil die betreffenden blumenblattartigen Gebilde noch Reste der Antheren trugen und die Stellung der Staubblätter hatten. Zweifelhafter ist die Beurteilung, wenn das Gebilde in der Reihe der Blumenblätter steht, wie in einem oben nicht mitgezählten Fall, wo nur eine Verwachsung eines Blumenblattes mit dem epipetalen Staubblatt vorzuliegen schien.

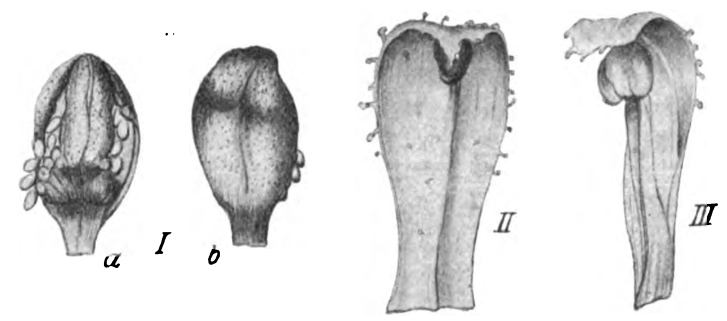
In der Mehrzahl der Fälle war das Filament blattartig, rot gefärbt und mit Drüsenhaaren bedeckt. Das Ende wölbte sich kapuzenförmig über die unentwickelte Anthere herüber (s. Fig. 26 II). In andern Fällen war das Filament nur auf einer Seite blumenblattartig erweitert, auf der andern noch fadenartig, und dann war auch die Anthere besser ausgebildet (s. Fig. 26 III).

14. Umwandlung von Staubblättern in Karpide und von Karpiden in Antheren.

Seit langer Zeit ist die Umwandlung der Staubblätter in Karpide bei dem auf Dächern kultivierten *Sempervivum tectorum* bekannt; vgl. die reiche Literatur bei Penzig (1890, p. 469). Die sorg-

fältigste Untersuchung dieser auffallenden Anomalie findet sich in der Arbeit von Mohl (1845, Nr. III). Die gleiche Erscheinung ist ausnahmsweise beobachtet bei *S. montanum* (Masters 1896, p. 350) und bei *S. arachnoideum* (Wydler 1860, p. 384). Bei der letzten Spezies sah Wydler auch die Umwandlung von Karpiden in Staubblätter.

In den veränderten Blüten von *S. Funkii* bemerkte ich nur einen Fall, in dem eine Karpid-Anthere in der Reihe der Staubblätter saß; in allen andern Blüten befanden sich die Gebilde in



Figur 26. *Sempervivum Funkii.*
Ia Karpid mit Anthere versehen, seitlich geöffnet; am Spalt Samenknospen hervortretend; *b* von der andern Seite gesehen. *II* Staubblatt, ganz petaloid, nur mit kleinem Antherenrest. *III* Staubblatt, halb petaloid, mit noch deutlicher Anthere. ca. $^7/_1$ nat. Gr.

der Reihe der Karpide. Ein Unterschied zwischen ihnen und den von Mohl u. a. beschriebenen Formen lag wesentlich in dem Fehlen jedes Filamentes.

Unter den 17 genauer geprüften Exemplaren von *S. Funkii* zeigten 5 in einzelnen Blüten Karpid-Antheren in folgender Verteilung:

Pflanze	I	3	Blüten	mit	je	1	Karpid-Anthere,
„	II	1	„	„	„	1	„ „
„	III	1	„	„	„	1	„ „
„	IV	2	„	„	„	1	„ „
„	V	3	„	„	„	1	„ „

Unter den 287 Blüten fanden sich insgesamt 10 Blüten (3,5 %) mit der Mißbildung.

Ein typisches Beispiel ist in der Fig. 26 Ia, b gezeichnet. Das 3,6 mm lange Gebilde stellt ein kurzgestieltes Karpid vor, das an der oberen Hälfte seiner Breitseiten eine rotgefärbte halbe Anthere trägt. Diejenige der einen Seite ist deutlicher ausgebildet als die

der andern. Das Karpid ist an den Schmalseiten durch einen Längsspalt geöffnet, an dessen Rändern sich durchsichtige Samenknospen zeigen. Außerdem saßen an der Seite (Fig. Ia) dicht neben der Anthere merkwürdige Organe, kleine, geschlossene, im Innern unfertige, rote Pollensäcke, an denen man deutlich die äußere papillöse und die innere faserig verdickte Schicht unterscheiden konnte. Diese überzähligen Pollensäcke habe ich in andern Fällen (nicht alle sind mikroskopisch geprüft worden) nicht beobachtet. In und an der gut entwickelten Antherenhälfte erkannte man normale Pollenkörner.

In andern Fällen war die an der Spitze des Karpids sitzende Anthere schwächer ausgebildet, wenn auch mit deutlichem Pollen versehen. Die Längsspaltung mit den frei hervorragenden Samenknospen war häufig, aber nicht immer vorhanden. Andererseits konnten Karpide in dieser Weise aufgesprungen sein, ohne die Antheren zu besitzen.

Auch die beiden näher untersuchten Exemplare von *S. Moggridgii* und dasjenige von *S. rubicundum* zeigten die gleiche Anomalie der Karpid-Antheren in einzelnen Blüten. Nur in zwei Blüten von *S. Funkii* beobachtete ich, daß in dem Kreis der Karpide je eine kurz gestielte, normale Anthere saß; es hatte den Anschein, als wäre hier die Umwandlung des Karpids in eine Anthere eine vollständige gewesen.

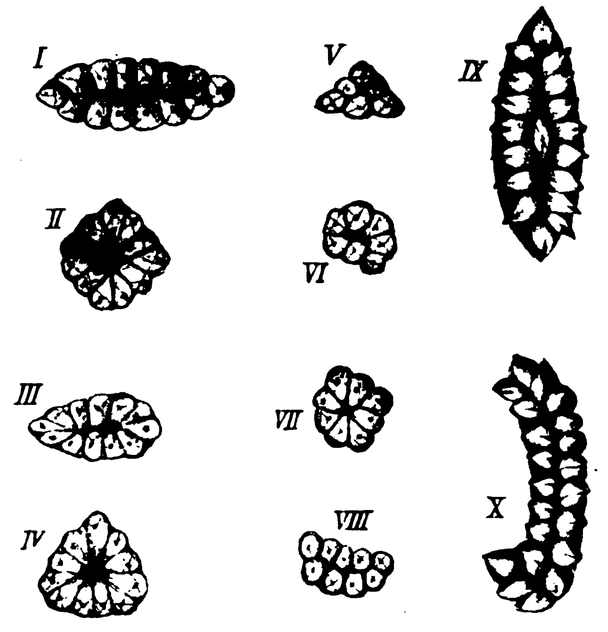
15. Die Anordnung der Karpide (Figur 27).

Die Karpide stehen ringförmig angeordnet um das eigentliche flache Zentrum der Blüte; sie alternieren mit den episepalen Staubblättern. Die Form des Ringes wechselt sehr bei den verschiedenen Blüten und richtet sich nach der Zahl der Glieder. Sie kann bei der Zahl 10 und 11 fast kreisförmig sein (5 mm Durchmesser) oder elliptisch oder drei- und viereckig (s. Fig. 27 II—IV). Bei höheren Zahlen, 13, 14, ordnen sich die Karpide zu einer schmalen Ellipse (Fig. 27 I), zB. Durchm. 6 : 3, oder in extremen Fällen 9 : 3 mm.

Jedes Karpid ist ungefähr eiförmig, aber an beiden Seiten durch Kontakt mit den Nachbarn abgeplattet. Der Querschnitt stellt ein Trapez vor mit schmaler Innen- und gewölbter, breiterer Außenseite. Der die Samenknospen einschließende Teil spitzt sich nach oben in einen fadenförmigen Griffel zu, der an seinem Ende die Narbenpapillen trägt. Die schnabelartigen Griffel stehen meist

aufrecht und sind zur Geschlechtsreife mit einem glänzenden Sekrettropfen bedeckt. Die Bestäubungserscheinungen sind von mir nicht näher untersucht worden; ich verweise auf die ausführliche Darstellung von Günthart (1902).

Bei den abgeänderten Blüten wechselt viel stärker die Anordnung der Karpide (Fig. 27 V—X). Sie können unter Um-



Figur 27. *Sempervivum Funkii.*
Verschiedene Formen der Anordnung der Karpide in variierenden Blüten. *I*: 14 Karpide. *II*: 11 Karpide, häufige Form der Anordnung. *III*: 12 Karpide. *IV*: 11 Karpide, mehr in Form eines Dreiecks. *V—VIII*: Karpide, Anordnung bei lateralen Blüten, Zahl 6, 7, 8, 9. *IX*: Hohe Karpidenzahl, 17, außerdem ein 18. im Zentrum. *X*: 21 Karpide in zwei geschwungenen Reihen. $^1/_3$ nat. Gr.

ständen zu einer kompakten zentralen Gruppe vereinigt sein, es fehlt die zentrale Lücke, oder sie können höchst regellos durcheinander stehen, wobei die Griffel nach allen Richtungen ausgestreckt sind.

Eine eigentümliche Änderung in der Anordnung tritt dann ein, wenn außer dem Karpidenring ein (Fig. 27 IX) oder mehrere Karpide für sich im Zentrum stehen und dann einen zweiten inneren Kreis andeuten. Folgende Fälle dieser Art wurden beobachtet:

		Zahl der Karpide im äußeren Kreis	Zahl der Karpide im inneren Kreis	Zahl der Blüten
Pflanze	I	8	1	1
„	II	8	1	1
		9	4	1
		10	1	3
		10	2	1
„	III	17	1	1
„	IV	12	2	1
		17	1	1

16. Die Zahl der Karpide.

Die Untersuchung der typischen Blüten ergab, daß die Zahl der Karpide kleine Abweichungen von der Formel (gleiche Anzahl mit den Blumenblättern) zeigte. Unter den 530 Fällen ausschließlich terminaler Infloreszenzen fanden sich 58, d. i. 10,9 %, in dieser Beziehung abweichende Blüten; unter den 70 teils lateralen, teils terminalen Trieben (p. 177) 18, d. i. 25,7 %. Aber dabei handelte es sich nur um eine Verminderung von 1, selten 2 Karpiden oder um eine Vermehrung um 1.

Die abweichenden Blüten zeigen sehr auffallende Variationen in der Zahl der Karpide. Unter den 287 Blüten waren 166 mit abweichender Karpidenzahl, d. i. 58 %. Viel auffallender als bei den Staubblättern beobachtete man eine Vermehrung im Vergleich zu den Blumenblättern, im ganzen bei 54 Blüten unter den 166 überhaupt abweichenden. Diese Blüten lassen sich in folgender Weise anordnen:

Zahl der Blumenblätter	Zahl der Karpide	Vermehrung der Karpide	Zahl der Blüten
5	6	1	1
6	7	1	4
7	8	1	8
7	9	2	4
7	10	3	1
8	9	1	7
8	10	2	3
8	11	3	2
9	10	1	3
9	11	2	1
9	12	3	1

Zahl der Blumenblätter	Zahl der Karpide	Vermehrung der Karpide	Zahl der Blüten
10	11	1	6
10	12	2	3
10	13	3	1
11	15	4	1
12	14	2	1
12	15	3	1
13	16	3	1
13	18	5	1
15	18	3	1
16	18	2	1
17	21	4	1
20	27	7	1

Auch hier wie bei den Staubblättern zeigten die Blüten mit relativ kleiner Blumenblattzahl die Anomalie am häufigsten; der höchste Grad, eine Vermehrung von mehr als 4 Kp., trat nur bei den Blüten mit hoher Gliederzahl, indessen vereinzelt, auf.

Die Verminderung der Karpidenzahl im Verhältnis zur Blumenblattzahl findet sich bei 111 Blüten unter den 166, die überhaupt Abweichungen in dieser Beziehung aufweisen. Wie bei den Staubblättern können bei dem einen Teil der Blüten die Karpide zwar in ihrer Zahl vermindert, aber sonst völlig normal ausgebildet sein; bei andern Blüten dagegen tritt eine Verkümmerung in sehr verschiedenem Grade ein bis zu völliger Reduktion auf mikroskopisch kleine Höcker. In einzelnen Blüten sind selbst diese nicht mehr sichtbar, das Zentrum ist flach oder etwas ausgehöhlt. Es erscheint nicht nötig, spezieller darauf einzugehen, da die Tabellen ohne weiteres diese Verhältnisse darlegen. Nur ist noch hervorzuheben, daß die Variation der Karpidenzahl in hohem Grade unabhängig von der der Staubblätter ist, so daß die verschiedensten Zahlenkombinationen dieser Glieder bei den Blüten des gleichen Individuums zustande kommen. In den Blüten mit sehr stark verminderter Karpidenzahl sind auch gewöhnlich die Staubblätter vermindert.

17. Umänderungen der Karpide.

Die wichtigste Form der Metamorphose, die Umbildung zu einer Anthere, ist vorhin besprochen worden. Eine petaloide Umbildung ist bisher nicht sicher festgestellt worden. Der einzige

Fall bei *S. Funkii* (ein ähnlicher bei *S. alpinum*), in dem ein Blumenblatt mitten unter den Karpiden saß, kann wohl mit größerem Recht als eine Stellungsanomalie aufgefaßt werden. Sichere Übergangsformen der beiden Organe fand ich bisher nicht.

Dagegen beobachtete ich in einigen Blüten an Stelle von Karpiden rotgefärbte fadenartige Gebilde; in 2 Blüten war je 1 Faden, in 2 andern 2 solcher Fäden vorhanden. An einem von ihnen war die Spitze von kleinen Papillen eingenommen. Nur in einem Falle sah ich die Entwicklung eines zweiten Karpids auf dem Rücken des unteren Karpids.

18. Prolifikation.

Eine eigentliche Durchwachsung der Blüte, sei es in Form einer neuen Blüte, sei es in Form einer vegetativen Knospe, wurde bisher nicht beobachtet. Bei jenen Übergangsformen von Rosette und Blüte war wesentlich der Kelch von der Umgestaltung betroffen, Staubblätter, Karpide sehr reduziert oder völlig verschwunden. Aus dem Zentrum trat keine Neubildung zwischen den Blumenblättern hervor. Allerdings habe ich versäumt, diese Gebilde weiter zu kultivieren.

Doch in einigen Blüten der Pflanze (s. Tab. XXX, p. 249) zeigten sich merkwürdige Gebilde, die ich als Nebenblüten kurz bezeichnen will; es sind kleine Knöspchen, die in dem Wirtel der Staubblätter standen, aus Staubblättern und Karpiden zusammengesetzt. Sie waren in folgender Weise bei den 4 Blüten zusammengesetzt:

1. aus 2 normalen Staubblättern, 1 petaloiden Staubblatt, die 2 Karpide umgaben, von denen das eine auf dem andern stand;

2. aus einer Gruppe von 4 Karpiden, umgeben von 3 Staubblättern, das eine ohne Anthere, das 2. nach oben verbreitert und petaloid mit einer verkümmerten Anthere, das 3. mit kleiner, aber deutlicher Anthere;

3. aus einer kreisförmig angeordneten Gruppe von 7 Staubblättern, 4 normal, 2 petaloid, 1 als Staminodium mit rotem Blättchen an Stelle der Anthere; in der Mitte des Gebildes zwei Karpide seitlich aufgeschlitzt mit freistehenden Samenknospen;

4. aus 4 einen Trichter bildenden Blumenblättern; in der Mitte des Trichters 1 Staubblatt, das an Stelle der Anthere einen rot gefärbten Löffel trug.

Das Gesamtresultat dieses Abschnittes läßt sich kurz zusammenfassen:

> Alle Merkmale einer Pflanze wie von *Sempervivum Funkii* variieren unter der Einwirkung der Außenwelt auch bei Ausschluß der sexuellen Fortpflanzung. Selbst die unter gewöhnlichen Lebensbedingungen der freien Natur oder Gartenkultur konstantesten Charaktere, die sogen. Organisationsmerkmale (Naegeli) gehorchen der Regel, sobald die Außenwelt in dem richtigen Zeitpunkt eingreift.

Dabei muß man bedenken, daß die Resultate wesentlich aus den Versuchen der beiden letzten Jahre gewonnen worden sind, daß das Versuchsmaterial im Garten in den vorhergehenden Jahren relativ wenig günstigen Bedingungen ausgesetzt war. Es ist einleuchtend, die Grenzen für die Variation irgend eines der Merkmale sind durch die vorliegenden Untersuchungen noch keineswegs bekannt. Jede weitere Forschung, die sich der Anwendung von noch sehr viel mannigfaltigeren Kombinationen der Außenbedingungen bedienen wird, wird die Grenzen erweitern — wie weit das möglich ist, darüber kann nur die Zukunft entscheiden.

Abschnitt IV.

Über den Zusammenhang der Variationen mit der Außenwelt.

1. Der Begriff der Spezies.

Die Variabilität der Organismen bildet die fundamentale Voraussetzung jeder Abstammungslehre. Darwin selbst hat in seinem gründlichen und weitumfassenden Werke die Variationen bei Tieren und Pflanzen behandelt und dabei versucht, allgemeine Grundsätze (laws of variation) aufzustellen. Seit Darwin hat sich besonders in der Botanik die ganze Fragestellung in einem wesentlichen Punkte verschoben, und der betrifft das Objekt des Variierens.

Darwin ging von der Linnéschen Spezies aus und legte ihre vielseitige Variabilität dar, die zur Entstehung neuer Varietäten, schließlich neuer Spezies führt. Eine solche Linnésche Spezies erschien als das variable Element.

Nachdem durch die Arbeiten von Jordan, ebenso durch spätere Beobachter wie de Bary, de Vries u. a. die Zusammen-

setzung der Linnéschen Art aus zahlreichen, für sich konstanten Unterarten erkannt worden war, waren diese elementaren Arten de Vries (1901, p. 43, 116 usw.) die Objekte für die Variation. Aber auch das genügt nicht, da, wie Johannsen 1903 (vgl. auch Correns 1904) nachwies, eine solche elementare Art selbst wieder aus verschiedenen konstanten „reinen Linien“ bestehen kann.

Man kann überhaupt nicht wissen, ob anscheinend übereinstimmende Individuen nicht in Wirklichkeit in irgend einem Grade spezifisch verschieden sind. Daher betonte ich schon früher (1903, p. 5) die Notwendigkeit bei den Phanerogamen genau so zu verfahren, wie es schon längst bei Algen und Pilzen geschieht, nämlich von einem einzigen Individuum auszugehen, das entweder auf vegetativem Wege oder durch strengste Selbstbefruchtung vermehrt wird. Dann kann man zunächst voraussetzen, es mit einer reinen Spezies zu tun zu haben, wenn auch die Möglichkeit besteht, an ihr durch Mutation eine neue Spezies entstehen zu sehen.

Man kann ähnlich wie es Jost (1904, p. 470) getan hat, die folgende Definition geben:

> Eine reine Spezies umfaßt alle von einem Exemplar abstammenden Individuen mit übereinstimmenden Merkmalen.

Indessen läßt sich die Forderung keineswegs streng durchführen, und man muß danach streben, bei Individuen unbekannter Abstammung die Zugehörigkeit zu einer Spezies nachzuweisen. Die ungemeinen Schwierigkeiten, eine Definition einer Spezies in diesem Falle zu geben, sind allgemein bekannt, sie sind in neuester Zeit von de Vries (1903 II, p. 651) eingehend erörtert worden. Für unsere Untersuchung fällt jede Rücksicht auf die praktische Systematik fort. Man muß eine solche Definition suchen, die bis zu einem gewissen Grad durch den Versuch zu beweisen ist.

Alle einander sehr nahe stehenden Spezies variieren, und die Variationen innerhalb einer Spezies können größer sein als die Differenzen zwischen den einzelnen Arten. Diese transgressive Variabilität, deren große Bedeutung de Vries (I, p. 305, II, p. 653) klar erkannt hat, vermischt anscheinend die Artgrenzen. Je besser wir imstande sein werden die Variationen einer Spezies hervorzurufen, um so weitere Kreise wird die transgressive Variabilität umschreiben. Nach meinen Beobachtungen an *Sempervivum Funkii* können an ihm die Mehrzahl der Merkmale auf-

treten, die innerhalb der Gattung zur Charakteristik der Linnéschen Spezies dienen. Um aus diesen Schwierigkeiten herauszukommen und eine empirisch brauchbare Definition zu gewinnen, gibt es nur einen einzigen Weg, der auf das Verhältnis der Spezies zur Außenwelt Rücksicht nimmt, und den auch die Praxis eingeschlagen hat; man muß sagen:

> Zu einer Spezies gehören alle Individuen, die vegetativ oder durch Selbstbefruchtung vermehrt, unter gleichen äußeren Bedingungen viele Generationen hindurch übereinstimmende Merkmale zeigen.

Daraus folgt, daß, wenn 2 Pflanzen unter den genannten Voraussetzungen eine merkbare Verschiedenheit in irgend einer Form und irgend einem Grade aufweisen, sie als zwei verschiedene Spezies aufzufassen sind. Ebenso wenn von Pflanzen gleicher Abstammung eine von diesen, unter gleichen Bedingungen, konstant gewisse von den übrigen abweichende Merkmale trägt, so müssen wir von der Entstehung einer neuen Spezies sprechen.

Eine Spezies ist daher nur zu charakterisieren durch ihr konstantes Verhältnis zur Außenwelt; eine andere Definition bleibt stets willkürlich und konventionell. Die Entscheidung der Frage, was ist eine Spezies, kann allein auf physiologischem Wege geliefert werden.

Aber wie leicht einzusehen ist, läßt sich eine Lösung der Frage, wie weit sind anscheinend gleiche Individuen unbekannter Herkunft zu einer Spezies zu rechnen, immer nur annähernd, nicht vollständig erreichen. Denn einmal ändert sich, verfeinert sich unser Unterscheidungsvermögen für die Merkmale. Vor allem aber ist es praktisch bisher nicht möglich, für Gleichheit der äußeren Bedingungen zu sorgen, selbst nicht in einer Generation, geschweige in mehreren. Noch größer ist aber die Schwierigkeit, alle Teile, zB. des Stengels, bei einem einzigen Individuum in einem gleichen Zustand zu erhalten, weil dazu die beste Konstanz der Außenfaktoren nicht ausreicht. Denn mit der Entfernung eines Stengelknotens von der Basis und der Annäherung an die Spitze wechseln seine Ernährungsbeziehungen, verändert sich sein Verhältnis zum Erdboden, zum Licht usf. Es ergeben sich daraus Verschiedenheiten der einzelnen Stengelregionen, die in der praktischen Gartenkultur lange bekannt sind (vgl. die interessanten Darlegungen Baileys 1896, p. 85), und die besonders deutlich aus den sorgfältigen Studien Bertholds (1903 und 1904) über die

Verteilung der Stoffe in den verschiedenen Regionen eines Stengels hervortreten. Die Bedeutung dieser Ungleichheiten an den Orten eines Stengels für die Art der an ihnen gebildeten Organe ist vorhin (s. p. 264) ausführlich erörtert worden. Stengelstücke, Rhizome, Knollen, Rosetten und dergl. eines Individuums haben stets schon gewisse Verschiedenheiten, mit denen bei ihrer weiteren Entwicklung zu rechnen ist.

Bei den niederen Organismen, besonders den innerhalb einer Flüssigkeit lebenden Bakterien und Pilzen, ist es leichter möglich für eine Konstanz der Bedingungen zu sorgen, und tatsächlich sind die Variationen, zB. eines Myceliums von *Saprolegnia*, Zellen der Hefe usw., in gleichmäßig gehaltenen Kulturen anscheinend sehr geringfügig. Sie würden bei solchen Organismen in noch viel höherem Grade auszuschließen sein, wenn man den Versuch so einrichten könnte, daß beständig die durch die Zellen veränderte Nahrung durch frische Nährlösung ersetzt würde. Dann ließe sich vielleicht mit größerer Sicherheit als bisher der Satz Darwins (1868, p. 255) bestätigen: „If it were possible to expose all the individuals of a species during many generations to absolutely uniform conditions of life, there would be no variation".

Dieser Satz schließt die Behauptung ein, daß die Variation nicht notwendig zur Natur eines Organismus gehört, sondern nur deshalb vorkommt, weil tatsächlich die Bedingungen stets variieren. Dieser Satz, den Darwin nur gelegentlich anführt, und an dem er nicht konsequent festhält, entspringt nicht der Erfahrung allein, sondern ist eine Folgerung aus dem allgemeinen Kausalprinzip. Als solche ist er von Forschern, wie Eimer, Bailey, Kassowitz u. a. anerkannt worden. Selbst ein so kompliziertes System, wie es eine lebende Zelle vorstellt, muß unter konstanten Bedingungen die gleichen Merkmale zeigen, da kein Grund einzusehen ist, weshalb eine Änderung eintreten sollte (Klebs 1903, p. 6).

Aber die allgemeine Gültigkeit dieser Deduktion wird bekanntlich durchaus nicht von allen Naturforschern anerkannt, und die Annahme einer Variation aus inneren Ursachen spielt immer noch eine große Rolle in der Literatur (vgl. zB. Reinke 1901, p. 510). Es wäre aussichtslos und daher überflüssig, sich in einen prinzipiellen Streit einzulassen. Beide Standpunkte haben wenigstens das Gemeinsame, daß sie nicht allgemein widerlegt werden können. Der große Unterschied liegt in ihrem Verhältnis zur Empirie.

Die Annahme einer von der Außenwelt unabhängigen, rein inneren Variation beruht immer nur auf negativen Resultaten, sie beruft sich auf solche Fälle, in denen der Zusammenhang einer Variation mit der Außenwelt eben noch nicht festgestellt worden ist. Die kausale Erforschung der Variation schreitet dagegen langsam aber sicher mit Hilfe positiver Resultate vorwärts und drängt damit gleichzeitig die andere Annahme immer weiter zurück.

2. Spezifische Struktur, innere und äußere Bedingungen.

Eine reine Spezies zeigt nach den vorhergehenden Betrachtungen bestimmte Merkmale unter bestimmten Bedingungen und ändert sie innerhalb gewisser Grenzen mit Änderung der Bedingungen. Wenn man sich fragt, worin beruht eigentlich das Konstante einer Spezies, so berührt man eine der schwierigsten Fragen der Naturphilosophie, die in neuester Zeit von Driesch (1904) in ausgezeichneter Weise untersucht worden ist. Hier handelt es sich aber nicht um eine erkenntniskritische Untersuchung, sondern um einen praktisch brauchbaren Begriff, der den weiteren Erörterungen zur Grundlage dient. Die Analogie mit den anorganischen Körpern führt zu dem Begriff der spezifischen Struktur.

In dem mannigfachen Formenwechsel eines einfachen anorganischen Körpers, wie Schwefel, Wasser und dergl., setzen wir etwas Konstantbleibendes voraus, das wir uns durch Annahme einer bestimmten Molekularstruktur mit den bekannten chemischen Symbolen veranschaulichen. Diese Molekularstruktur repräsentiert zugleich die ganze Summe aller an dem Körper erkennbaren Eigenschaften, die als bloße Fähigkeiten, „Potenzen", dieser Struktur anhaftend gedacht werden. Solche Potenzen sind die Fähigkeit, fest, flüssig, gasförmig zu werden, in bestimmten Kristallsystemen, in bestimmten Farben aufzutreten usw. Diese Potenzen kommen aber nur zum Dasein „zur Verwirklichung" unter dem notwendigen Einfluß gewisser Bedingungen.

In Wirklichkeit haben wir es niemals mit einem einzelnen Molekül zu tun. Jeder Körper besteht unter allen Umständen aus zahllosen Teilchen, seien es Moleküle, Atome, Ionen. Infolgedessen sind immer die gegenseitigen Beziehungen zwischen den Teilchen, die als Molekularkräfte wirken, gegeben; es sind innere Bedingungen, die zunächst von den spezifischen Qualitäten der

Stoffteilchen abhängen. Auf der anderen Seite sind sie ebenso notwendig abhängig von den Kräften der Außenwelt, wie Druck, Temperatur, durch welche zB. bestimmt wird, welche der Potenzen, ob die der flüssigen oder der festen Form, zur Verwirklichung gelangt. Eben die Kenntnis der Abhängigkeit dieser inneren Bedingungen von den äußeren macht es erst möglich, alle Potenzen der als gegeben hinzunehmenden Molekularstruktur tatsächlich zu verwirklichen.

Ich wende diese Begriffe auf die lebende Zelle an, nicht als Versuch, das Geheimnis des Lebens zu erklären — das wäre sehr dilettantenhaft —, sondern ausschließlich als Hilfsmittel, die richtigen Problemstellungen zu fassen. Die lebende Zelle, mag sie so kompliziert sein wie sie wolle, enthält irgend etwas Konstantes, das sich in dem mannigfachen Form- und Stoffwechsel erhält, es ist ihre spezifische Struktur, in der ihre Fähigkeiten als Potenzen ruhen. Würde die sehr beachtenswerte Annahme von Detmer, die von Kassowitz besonders eingehend erörtert worden ist, richtig sein, daß alle Lebensvorgänge auf dem Zerfall und Wiederaufbau des höchst komplizierten Protoplasmamoleküls beruhen, so würde dessen Zusammensetzung die spezifische Struktur ausmachen. Aber es wäre auch denkbar, daß die Lebensprozesse durch eine gewisse Mischung verschiedenster chemischer Substanzen mit besonderen physikalischen Eigenschaften (zB. kolloidaler Charakter) zustande kommen. Dann würde in den physikalischen und chemischen Eigenschaften der Eiweißsubstanzen, Kohlehydrate usf. die spezifische Struktur begründet liegen. Bei der heutigen Unkenntnis der Dinge muß jede Veranschaulichung der Struktur völlig unzulänglich bleiben. Aber so unbestimmt der Begriff bis jetzt noch ist, so müssen wir uns doch seiner bedienen; er repräsentiert auch hier die Gesamtheit der einer Spezies zukommenden Potenzen, sowohl solcher, die uns als sichtbare Merkmale bekannt sind, wie solcher, deren Verwirklichung erst durch die weitere Forschung erreicht werden wird.

Die Verwirklichung der Potenzen hängt nun ab von den jeweilig vorhandenen inneren Bedingungen der Zelle, d. h. von den Affinitäten und Molekularkräften, die zwischen der Unmenge der die Zelle zusammensetzenden kleinen Teilchen walten. Jede Zelle ist das Produkt einer anderen Zelle und erhält damit von vornherein eine gewisse Beschaffenheit der inneren Bedingungen in bezug auf den Wassergehalt, den osmotischen Druck, das Vor-

handensein oder Fehlen gewisser Stoffe, zB. der Fermente, die Mengenverhältnisse der vorhandenen Stoffe, Kohlehydrate, Eiweiß, Säure, Salze usf. Alles dieses fasse ich unter den Begriff der inneren Bedingungen; von ihrer gerade vorhandenen Beschaffenheit hängt es ab, welche Potenzen der spezifischen Struktur einer Zelle zur Verwirklichung gelangen, ob sie wächst, sich teilt, ihre Form in mannigfachster Weise ändert usf. Alles, was tatsächlich an einer Zelle, einem Organe, einer ganzen Pflanze geschieht, wird durch die inneren Bedingungen bestimmt.

Die fundamentale Tatsache, auf der die ganze biologische Forschung beruht, ist die Abhängigkeit der inneren Bedingungen von der Außenwelt. Alle die oben genannten inneren Bedingungen sind veränderlich; ihre Veränderungen stehen in notwendigem Zusammenhange mit Änderungen der Außenwelt. Dadurch allein wird es möglich, daß diese Außenwelt zwar indirekt, aber ebenso notwendig und sicher wie bei den anorganischen Körpern auf die Potenzen der Struktur einwirken kann, daß sie bestimmt, welche Potenzen zur Verwirklichung kommen, welche anderen latent bleiben. Bei einfachen Zellenpflanzen, Algen und Pilzen, läßt sich schon ein hoher Grad von Sicherheit in dieser Beziehung erreichen; ich erinnere an die praktische Beherrschung des Entwicklungsganges mancher Algen und Pilze.

Dagegen bei den Blütenpflanzen sind unsere Kenntnisse von dem Zusammenhang zwischen inneren Bedingungen und Außenwelt noch sehr gering, vor allem weil hier so sehr viel kompliziertere Verhältnisse vorliegen. Das ergibt sich aus der Zusammensetzung der Pflanze, aus zahllosen und sehr verschieden beschaffenen Zellen, zwischen denen die mannigfaltigsten Wechselbeziehungen (Korrelationen) bestehen. Die Wirkung der Außenwelt ist hier noch mehr indirekter Natur und jedenfalls sehr schwierig zu beurteilen. Goebel (1898, p. 177) unterscheidet die Änderungen der Pflanzen, je nachdem sie durch die direkte Wirkung der äußeren Faktoren oder durch Anderungen der Korrelationen entstehen. Das kann in manchen Fällen durchaus praktisch sein, ist aber für eine prinzipielle Erörterung nicht brauchbar. Denn für jede Zelle oder Zellgruppe, zB. für einen Vegetationspunkt, bedeuten alle anderen Organe Außenwelt, und unter allen Umständen sind die von diesen Organen ausgehenden Wirkungen selbst wieder durch die Außenwelt bestimmt. Ich werde jedenfalls den Ausdruck äußerer Bedingungen immer im weitesten

Sinne gebrauchen, sobald überhaupt eine Wirkung von ihnen nachweisbar ist.

Trotz dieser Schwierigkeiten, die besonders dem Verständnis von der Art der Einwirkung entgegenstehen, gilt die prinzipielle Auffassung von dem notwendigen Zusammenhange zwischen inneren und äußeren Bedingungen für die Blütenpflanzen genau so wie für die Thallophyten. Der Beweis dafür liegt in den tatsächlichen Erfolgen, in den mannigfachen Umgestaltungen, Variationen, bei *Sempervivum* und andern Pflanzen ausschließlich mit Hilfe der Außenwelt.

Gegen meine früheren Erörterungen über die spezifische Struktur hat Jost (1904, p. 414) in seinem vortrefflichen, objektiv gehaltenen Buche eingewendet, daß es im Einzelfall Schwierigkeiten hat zu entscheiden, was auf den inneren Bedingungen und was auf der spezifischen Struktur beruht. Das ist ganz richtig, da wir die Struktur nicht kennen, gilt aber sogar für die anorganischen Körper, wie aus den vorhergehenden Bemerkungen deutlich sein wird. Spezifische Struktur ist ein rein logischer Begriff, er enthält die beiden nötigen Voraussetzungen, die Konstanz unter konstanten Bedingungen und die Gesamtheit der möglichen Veränderungen. Rein empirisch sind uns für das Experiment nur die inneren Bedingungen gegeben. Von ihrer Kenntnis müssen die stets hypothetisch bleibenden Versuche ausgehen, sich eine Veranschaulichung der Struktur zu machen.

In einem ganz anderen Sinne, als wie es hier von mir geschehen ist, pflegt man in der Botanik zwischen inneren und äußeren Faktoren zu unterscheiden. Jost (a. a. O.) sagt: „Zur Trennung beider dient uns ein scharfes, aber freilich recht äußerliches Kriterium; die äußeren Ursachen sind solche, die sich auf Wirkungen der Schwere, des Lichtes usw. zurückführen lassen, innere dagegen solche, bei denen eine direkte Abhängigkeit von der Außenwelt nicht zu konstatieren ist." Pfeffer (1901, p. 161) nennt die durch äußere Faktoren veranlaßten Vorgänge „aitionome", die unabhängig von der Außenwelt eintretenden, erblich fixierten „autonome". Ich habe bereits an anderer Stelle (1904) den Versuch gemacht, den Begriff der Autonomie aufzulösen. Da es sich hierbei um eine entscheidende Auffassung des ganzen Pflanzenlebens handelt, wird eine nähere Besprechung nötig sein.

Wenn man eine blühreife, vor der Streckung befindliche Rosette von *Sempervivum* unter gewöhnlichen Kulturbedingungen hält, so

geht die Entwicklung zum Blütensproß in bestimmter Weise vor sich. Es ist für das Wesentliche gleichgültig, ob diese Bedingungen hin und her schwanken, sie können sogar beträchtliche Abweichungen erfahren, die an und für sich dem Entwicklungsvorgang direkt entgegenwirken, ohne daß dieser dadurch wesentlich verändert wird. Er erscheint durchaus als ein von der Außenwelt unabhängiger, autonomer, erblich fixierter Lebensprozeß. Und doch ist er es in Wirklichkeit nicht; er ist ebenso abhängig, ebenso variabel wie irgend ein anderer als variabel längst erkannter Vorgang. Es kommt nur darauf an, die inneren Bedingungen in dem Moment zu beeinflussen, wo sie ihre für die Entwicklung letzte entscheidende Beschaffenheit erhalten.

Zwischen diesen Zeitpunkt der Anlage und dem endgültigen Vorgang der Entfaltung selbst schiebt sich je nach dem Organ oder je nach den Merkmalen eines solchen ein verschieden langer Zeitraum. Je näher diese beiden Zeitmomente zusammenrücken, um so leichter scheint ein unmittelbares Eingreifen der Außenwelt möglich, um so variabler das Organ oder Merkmal zu sein, während bei längerer Zwischenzeit dieses von der Außenwelt unabhängig und sehr konstant erscheint, weil die weit zurückliegende Periode der wesentlichen Vorbereitungen nicht beachtet wird.

Unter den relativ konstanten Merkmalen eines Blütensprosses von *Sempervivum* ist die Farbe der Blumenkrone am leichtesten zu verändern, weil sie am spätesten vorbereitet wird. Bei völliger Anlage aller Blütenglieder sind die Blumenblätter noch grünlichweiß, und erst kurze Zeit vor dem Öffnen erfolgt die Bildung des roten Farbstoffes. Daher kann man nach der Streckung, ja nach dem Beginn des Blühens durch Ernährungsschwankungen die Farbe der Blüten beeinflussen, aber selbstverständlich um so stärker, um so allgemeiner, je früher man die Änderung, sei es durch rotes oder blaues Licht, durch Dunkelheit in Verbindung mit höherer Temperatur, wirken läßt.

Sehr viel konstanter sind die Zahlen- und Bauverhältnisse der einzelnen Blütenglieder; sie werden während der ersten Anlage der Blüten durch die gerade vorhandenen inneren Bedingungen bestimmt; man muß daher früher eingreifen, will man eine Änderung herbeiführen. Die erfolgreiche Methode an den lateral entstehenden Blütensprossen von *Sempervivum* die mannigfachsten Variationen des Blütenbaues, eine völlige Umänderung dieser sonst so überaus konstanten Merkmale hervorzurufen, beruht nur auf der Möglich-

keit, vor und während der allerersten Anlage äußere Einflüsse einwirken zu lassen.

Noch viel früher muß ich eingreifen, will ich die Blüten der terminalen Infloreszenzzweige variieren lassen, oder will ich den ganzen Blütensproß in einen rein vegetativen Trieb umgestalten. Neben dem richtigen Zeitpunkt kommt dann die richtige Kombination von äußeren Bedingungen in Betracht, die für jedes Organ, jedes Glied oder Merkmal immer etwas verschieden sind. Weil diese Abhängigkeitsverhältnisse im einzelnen noch so unbekannt sind und man vorläufig sehr unbestimmt probieren muß, so sind die Resultate der Versuche noch so ungleich und nicht berechenbar. Man kann noch nicht sagen: ich will bei diesem oder jenem Exemplar eine Petalodie hervorrufen. Man muß froh sein, sie hier und dort zu erhalten. In der Ausarbeitung der speziellen Methodik für jedes Merkmal ist alles noch zu tun.

In meiner früheren Arbeit (1903, p. 147) unterschied ich leicht variable und sehr wenig variable Merkmale; statt des letzteren Ausdrucks ist es besser zu sagen schwer variable, wenn man den praktischen Gesichtspunkt der künstlichen Variation voranstellt. In dem Grade der Variabilität existiert ein Unterschied der Merkmale nicht, oder er braucht nicht zu existieren, da bei *Sempervivum* auch die anscheinend konstantesten Merkmale, die sog. Organisationsmerkmale Naegelis, mindestens ebenso stark variieren wie irgend eines der sog. Anpassungsmerkmale.

> Der prinzipielle Unterschied von autonomen und aitionomen oder konstanten und variablen oder erblich fixierten und nicht fixierten Merkmalen fällt demnach ganz fort. Alle Charaktere einer Spezies beruhen auf inneren Bedingungen, alle inneren Bedingungen hängen notwendig von äußeren ab, durch deren Änderung eine Variation der inneren Bedingungen, damit der Merkmale hervorgerufen wird. Die Art und der Umfang der Variation wird durch die Potenzen der vorauszusetzenden spezifischen Struktur bestimmt.

Es ergibt sich ohne weiteres, daß es eine höchst mühsame und oft erfolglose Aufgabe ist, bei solchen schwer variablen Charakteren den richtigen Zeitpunkt und die richtigen Kombinationen herauszufinden. Bei dem Individuum von *Campanula trachelium* gelang es mir bisher nicht, die Zahlen und typischen Bauverhältnisse zu

verändern trotz mehrjähriger, beständig wechselnder Kultur. Nur einmal sah ich an ihm eine Petalodie einiger Staubblätter in mehreren Blüten; hier waren zufällig die richtigen Bedingungen zusammengetroffen, um die Potenz dafür, die man in allen Blüten voraussetzen muß, zu verwirklichen. Aber es muß weiter geforscht werden, das klar bestimmte Ziel zu erreichen.

Hier eröffnet sich der experimentellen Variationslehre ein außerordentlich großes, neues Arbeitsgebiet.

3. Potenzen oder Pangene?

Meine vorhin dargestellte Lehre von den Potenzen steht im Gegensatz zu heute weit verbreiteten Anschauungen, nach welchen die Eigenschaften einer Spezies an bestimmt gebaute materielle Träger gebunden sind. Unter diesen Lehren von vorgebildeten Anlagen der Eigenschaften nimmt die Pangenesis-Theorie von de Vries (1889, 1901—03) eine hervorragende Stellung ein, indem sie einerseits gewisse Vorzüge der älteren Darwinschen Lehre anderseits solche der Naegelischen Idioplasmatheorie zu vereinigen sucht. Eine kurze prinzipielle Erörterung der Pangenesis-Theorie soll dazu dienen, meine Auffassung von den Potenzen in klareres Licht zu setzen.

De Vries geht von dem richtigen und sehr brauchbaren Gedanken aus, den Gesamtcharakter einer Art in eine relativ kleine Anzahl elementarer Merkmale zu zerlegen, die als Einheiten bezeichnet werden. Diese Einheiten sind „nicht die morphologischen Elemente, wie die Körperteile und Gewebe oder die Zellen und ihre sichtbaren Organe. Im Gegenteil sind es die Eigenschaften und zwar die inneren, elementaren Eigenschaften, welche die äußeren Merkmale bedingen und durch deren Zusammenwirken erst die morphologischen Elemente gebildet werden“ (1903, p. 688).

Diese elementaren Eigenschaften sind nach de Vries an „besondere stoffliche Träger, die „Pangene“ gebunden, weil sie, wie schon Darwin hervorgehoben hat, unabhängig voneinander variieren können. Die Pangene sind unsichtbar klein, aber bereits aus zahllosen chemischen Molekülen zusammengesetzt (1889, p. 188). In der Einleitung zu seinem großen Werk äußert sich de Vries folgendermaßen: „Als Mutationstheorie bezeichne ich den Satz, daß die Eigenschaften der Organismen aus scharf voneinander unterschiedenen Einheiten aufgebaut sind. Diese Einheiten können zu

Gruppen verbunden sein, und in verwandten Arten kehren dieselben Einheiten und Gruppen wieder: Übergänge, wie sie uns die äußeren Formen der Pflanzen so zahlreich darbieten, gibt es aber zwischen diesen Einheiten ebensowenig wie zwischen den Molekülen der Chemie."

Die im Kern meist untätig liegenden Pangene treten in das Protoplasma und bewirken an der betreffenden Stelle des Zellleibes die ihnen zugehörigen Merkmale. Die fluktuierende (individuelle) Variation beruht auf verändertem numerischem Verhalten der Pangene. Eine Umlagerung der Pangene im Kern bedingt einmal die retrogressiven Mutationen, d. h. ein Latentwerden eines vorher aktiven Pangens, zB. das Verschwinden der roten und blauen Farben (weißblühende Varietäten), zweitens die degressiven Mutationen, d. h. das Aktivwerden eines bisher latenten Pangens, zB. der Fasziation, Zwangsdrehung. Schließlich unterscheidet de Vries noch die progressive Mutation, bei der neue Merkmalspangene erscheinen, zB. wie bei den von ihm entdeckten *Oenothera*-Arten.

Für unsere Aufgabe fallen zunächst die individuellen Variationen ins Gewicht. Ich habe schon an anderer Stelle (1903) darauf hingewiesen, daß de Vries den Begriff viel zu eng gefaßt hat. Das geht sofort klar hervor, wenn man sich der Variationen bei *Sempervivum* erinnert. Denn wenn in meinen Versuchen die rote Farbe zum Verschwinden gebracht wird (noch deutlicher bei *Campanula* die blaue Farbe), so handelt es sich hier um eine retrogressive Variation. Wenn anderseits eine Petalodie in der Blüte oder eine Rosettenbildung in der Infloreszenz hervorgerufen wird, so müßte man von einer degressiven Variation sprechen. Es treten also die gleichen Erscheinungen bei der Variation wie bei der Mutation auf, nur daß die ersteren nicht erblich sind oder zu sein brauchen. Denn das gleiche Individuum, das zuerst typische Blüten erzeugt hat, bildet unter anderen Umständen die Variationen. Alles spielt sich innerhalb der durch die spezifische Struktur gegebenen Grenzen ab.

Die Pangenesislehre stellt einen rein hypothetischen Versuch dar, der von einem großen heuristischen Werte für de Vries gewesen ist. Hier ist aber die Frage, was nützt uns diese Lehre zur Aufklärung und führt sie nicht zu höchst unwahrscheinlichen, wenn nicht gar unmöglichen Vorstellungen?

Man kann seine Einheiten wählen, wie es gerade für den Augenblick praktisch erscheint. Die Annahme elementarer Merkmale als Einheiten ist in dieser Beziehung sehr brauchbar und

sehr berechtigt. Aber ganz anders steht die Sache, wenn man diese bis zu einem gewissen Grad willkürlich gewählten Einheiten als reale Dinge annimmt. Dann muß man sagen, Pangene können keine Einheiten sein, und selbst wenn sie es wären, würden sie für die Erklärung nichts helfen.

a) Die Pangene können keine Einheiten sein.

Nehmen wir ein einfaches Beispiel, das Merkmal Rot oder Blau. Die Farbe beruht auf der Bildung eines bestimmten Farbstoffes, des Anthocyans, d. h. auf einem chemischen Prozeß. Wir kennen ihn noch nicht genauer, aber wir kennen doch einen Teil seiner inneren Bedingungen. Nach den Untersuchungen von Gr. Kraus u. a. gehört Gerbstoff dazu, nach Overton (1898) vor allem Zucker, da durch Kultur auf Zucker die rote Farbe zB. von *Hydrocharis* in hohem Grade befördert wird, es muß ferner Sauerstoff, vielleicht auch ein Ferment (Buscalioni und Pollacci 1904), sicherlich eine gewisse Azidität oder Alkalinität mitwirken[1]). Aber es kommt nicht bloß auf das Vorkommen der betreffenden Stoffe an, sondern auf ihre Quantitäten, auf die Konzentration des Zuckers, der Säure usw. Also eine Menge bestimmter Qualitäten und Quantitäten, allgemein gesagt, viele innere Bedingungen, müssen gleichzeitig zusammentreffen, um den chemischen Prozeß herbeizuführen. Je nachdem diese Bedingungen in optimalem Grade vorhanden sind oder sich davon mehr oder minder entfernen, wird die Intensität des Prozesses verschieden sein, bis schließlich irgend eine der Bedingungen den oberen oder unteren Grenzwert erreicht und die Bildung des Farbstoffes verhindert. Wir können das Schwinden des roten Farbstoffes bei *Sempervivum* auf sehr verschiedene Weise herbeiführen, durch höhere Temperatur, Dunkelheit, durch Nahrungsentziehung und dergl. Diese äußeren Bedingungen können bald diese, bald jene der nötigen inneren Bedingungen verändern, zB. die Konzentration des Zuckers herabsetzen oder die der Säure erhöhen usw.

Wenn man sich nach diesen Überlegungen fragt, was soll eigentlich ein einheitlich gedachtes Pangen für das Merkmal Blau bedeuten, so muß die bündige Antwort lauten, es bedeutet etwas völlig Unverständliches und Unvorstellbares. Das Anthocyan kann man wohl als einen einheitlichen Körper auffassen — aber das Pangen, d. h. ein Molekülkomplex, der erst das Anthocyan bilden

1) Nachträgliche Anmerkung: Vgl. die eben veröffentlichte Arbeit von Katić, Beitrag zur Kenntnis der Bildung des roten Farbstoffes. Inaug.-Dissert. Halle a. S., 1905.

soll, kann niemals einheitlich sein, weil die Bildung durch Zusammenwirken zahlreicher einzelner Faktoren vor sich geht. Nicht anders steht es mit vielen Merkmalen, die nach den neuesten Forschungen über die Mendelsche Spaltung bei Bastardierungen sich als elementare Merkmale verhalten: wie die Behaarung oder Bewaffnung, Form des Samens, Wuchsform, ob groß oder zwergig usw. (vgl. de Vries 1902, p. 146 und besonders die Zusammenstellung bei Bateson 1902, p. 140). Nach den neuesten Untersuchungen von Correns (1904, p. 517) spaltet sich bei der Bastardierung eines ein- und zweijährigen *Hyoscyamus* sogar das Merkmal „Lebensdauer". Das können niemals wirklich einheitliche Pangene oder Anlagen sein, sondern solche Merkmale können nur das Resultat des Zusammenwirkens zahlreicher Einzelprozesse sein.

b) Die Pangene reichen niemals aus, um das Auftreten der Merkmale zu erklären.

Nehmen wir einmal das Dasein solcher Pangene an, so muß man sich doch fragen, wodurch denn ihre Vermehrung oder ihr Aktiv- resp. Latentwerden bedingt wird? Sie selbst können von sich aus diese Veränderungen nicht herbeiführen, wie Reinke (1901, p. 401) richtig hervorhebt, wenn man sie nicht mit übernatürlichen Gaben ausstattet, sondern das muß von dem die Pangene umgebenden Protoplasma ausgehen, von den gerade vorhandenen inneren Bedingungen. Diese brauchen wir unter allen Umständen. Gerade die selbständige Variation jedes Merkmales, worauf de Vries mit Recht ein großes Gewicht legt, zwingt, wie ich schon früher auseinandergesetzt habe (1903, p. 122), zu der Annahme, daß jedes Merkmal von besonderen inneren Bedingungen abhängt. Für die ganze Lehre von der Variation ist die Annahme der Pangene aus diesem Grunde etwas Gleichgültiges. Was wir brauchen, ist nur die Voraussetzung, daß die Zellen die Fähigkeiten d. h. die Potenzen der Merkmale haben. Zwischen die Potenzen und die inneren Bedingungen noch ein Drittes, die vorgebildeten Anlagen, einzuschieben, hilft uns in der Hauptfrage nicht weiter, sondern erschwert, wie ich glaube nachgewiesen zu haben, das Verständnis.

Mit der Beseitigung der Pangene und aller übrigen Formen vorgebildeter Träger der Merkmale (das Wort Anlage sollte wegen der Verwechslung mit der realen Anlage eines Organs möglichst vermieden werden) befreit man sich von einem meines Erachtens

überflüssigen Ballast, und ich stimme in dieser Beziehung mit Reinkes (1901) Kritik der Pangenesislehre überein.

Mit diesem Verzicht auf die Träger verschwindet die große Schwierigkeit, anzunehmen, daß jede lebende Zelle viele hunderte und tausende von aktiven und inaktiven Pangenen mitschleppen muß. Wenn in einer Zelle die Bedingungen für eine Farbstoffbildung, für irgend eine der möglichen Gestaltungen usf. nicht vorhanden sind, so fällt dann der betreffende Vorgang aus, die Potenz kommt nicht zur Verwirklichung. Mir scheint, wir brauchen in der lebenden Zelle ebensowenig die Pangene wie bei einem anorganischen Körper, der im festen Zustand die Potenz besitzt, flüssig, gasförmig und dergl. zu werden.

Bei solchen prinzipiellen Erörterungen muß man sich bewußt bleiben, daß alle solche Vorstellungen, die sich in das Gewand der Pangene, Determinanten, Dominanten usw. kleiden, keine Erklärung bedeuten. Die Lehre von den Potenzen und den inneren Bedingungen macht keinen Anspruch eine Erklärung zu sein. Sie bedeutet einen Versuch, logisch richtige und empirisch brauchbare Begriffe zu geben, die bestimmt genug sind, um zu richtigen Fragestellungen zu führen, und umfassend genug, um der kausalen Forschung völlig freie Bahn nach allen Richtungen zu gestatten.

4. Über den Begriff der Variation.

Ein großes Verdienst der variationsstatistischen Untersuchungen, wie sie zuerst von Quetelet, später für Pflanzen von Ludwig, Weiße, Vöchting, de Vries, Bateson u. a. ausgeführt worden sind, besteht in dem Nachweis eines Mittelwertes für jedes variierende Merkmal und seiner ganzen Variationsbreite (des Abänderungsspielraumes nach Ammon). Der Mittelwert gibt die am häufigsten vorkommende Variante an; je weiter sich die nach Plus oder Minus abweichenden Varianten von diesem Mittelwert entfernen, um so seltener kommen sie vor. In einfachen typischen Fällen läßt sich die Variation durch eine eingipflige Galtonkurve darstellen (vgl. zB. de Vries I, p. 34).

Dieses regelmäßige Schwanken um einen Mittelwert ist aber nicht aufzufassen als eine für irgend eine Pflanze notwendige Erscheinung, es ist nicht der Ausdruck für irgend ein geheimes, inneres Gesetz, das als etwas in der Natur der Pflanze Gegebenes anzunehmen ist. Die Anwendbarkeit der Wahrscheinlichkeits-

rechnung scheint heutzutage ähnlich verwirrend eingewirkt zu haben, wie zur Zeit Brauns und Schimpers die Entdeckung, die Blattstellungsverhältnisse in Brüchen auszudrücken, die sich zu regelmäßigen Kettenbrüchen anordnen. Die Wahrscheinlichkeitsrechnung ist eine Methode, die ganz unabhängig von der Natur des Gegenstandes ist und daher über diese Natur nichts auszusagen vermag. Ihre Verwendbarkeit bei den Pflanzen beruht darauf, daß die Lebensvorgänge von einer ganzen Anzahl von äußeren Faktoren abhängen, die selbst und zwar innerhalb gewisser Grenzen variieren. Der Mittelwert eines Merkmals, zB. der Blattgröße, der Internodienlänge, der Zahl der Blütenglieder usw. entspricht der am häufigsten vorkommenden Kombination dieser Faktoren; die selteneren Varianten entsprechen den selteneren Kombinationen (Klebs 1903, p. 141).

Aus dem Gesagten folgt, daß der Mittelwert keine konstante Größe sein kann, sondern immer ein Resultat der gerade zufällig vorhandenen Bedingungen ist und sich mit diesen verändern muß. Tatsächlich beobachtet man auch solche Veränderungen des Mittelwertes, wie Weiße, Mac Leod, de Vries nachgewiesen haben. Ich führe als Beispiel die in der Einleitung bereits erwähnte Arbeit von Reinöhl (1903) an, in der die Variationen des Androeceums von *Stellaria media* untersucht worden sind. Bei reich gedüngtem Boden lag der Hauptgipfel auf der Zahl 5, bei schwachem Licht auf der Zahl 3. Obwohl die Zahl meiner eigenen Beobachtungen an *Sempervivum* relativ klein ist, so wird das sehr auffallende Resultat dadurch nicht verändert. Bei den durchschnittlich normal kultivierten Pflanzen lag für die Zahl der Blumenblätter der Gipfel auf 11, bei den abweichend kultivierten auf 8.

Aber wir müssen noch weitergehen; es müßte möglich sein, jede beliebige Variante zum Hauptgipfel zu machen, oder noch einfacher ausgedrückt, jede Variation an jedem Individuum hervorzurufen. Für gewisse Fälle ist das bereits deutlich nachgewiesen; ich erinnere nur an die Wasser- oder Luftblätter von *Batrachium* oder *Proserpinaca palustris* (vgl. Mac Callum 1892), an die mannigfaltigen Blattformen von *Ranunculus lingua* (Klebs 1904), an die Beobachtungen bei *Sempervivum*. Sobald wir die äußeren Bedingungen für irgend eine Variation kennen und sie praktisch anwenden können, so muß diese notwendig an jedem Individuum erfolgen. Aber die früher erwähnten Schwierigkeiten (s. p. 290), für konstante Bedingungen zu sorgen und die große Unkenntnis der

für jedes Merkmal charakteristischen Faktoren bringt es mit sich, daß die Lösung der Aufgabe nur so langsam fortschreitet. Jedenfalls aber kann erst auf Grund der experimentellen Erfahrungen der Versuch gemacht werden, die durch die Variationsstatistik festgestellten Tatsachen zu verstehen.

Die gleichen Erwägungen gelten auch für die von der Statistik bestimmten Variationsgrenzen, die immer nur einen relativen Wert besitzen. Gewiß, je größer die Zahl der beobachteten Individuen ist, um so mehr steigt die Wahrscheinlichkeit, die seltenen Varianten zu finden. Aber auch durch noch so große Zahlen können die Grenzen nicht bestimmt werden. Denn es besteht nicht bloß die Möglichkeit, sondern die Wahrscheinlichkeit, daß in der freien Natur, selbst bei großen Freilandkulturen, nicht alle denkbaren und wirksamen Kombinationen äußerer Faktoren vertreten sind. Wir müssen bestrebt sein, solche künstlich in unseren Experimenten herzustellen, „wir müssen methodisch vorgehen, den ganzen Reichtum von Gestaltungsvorgängen zu erschließen, die in der innersten Struktur jeder Art noch verborgen ruhen". In demselben Sinne, wie man in der Lehre von der anorganischen Natur nach der Entdeckung „neuer" chemischer oder physikalischer Eigenschaften sucht, muß auch der Botaniker die Wege finden, „neue" Merkmale der Spezies ans Licht zu bringen. In beiden Fällen handelt es sich stets nur um Verwirklichung von Potenzen, die wir als bereits gegeben voraussetzen müssen. Theoretisch muß die Zahl der Potenzen einer Spezies eine endlich begrenzte sein. Aber wir können nie wissen, ob wir praktisch die Grenzen erreicht haben.

Nach diesen Darlegungen will ich versuchen, eine Definition der Variation zu geben.

Unter Variation einer reinen Spezies versteht man die Gesamtheit der Veränderungen aller Merkmale (die als Potenzen der spezifischen Struktur vorauszusetzen sind) unter dem notwendigen Einfluß der wechselnden äußeren Bedingungen.

Die Aufgabe der experimentellen Variationslehre liegt darin, den gesamten Umfang der Variation für jede Spezies festzustellen und jede Variation als notwendige Folge äußerer Einflüsse nachzuweisen. Für die praktische Untersuchung wird man um der klaren Übersicht willen von einem mittleren Typus ausgehen, der am besten durch die statistische Methode aufzustellen ist. Mit

diesem Typus vergleicht man die geringeren oder größeren Abweichungen. Es ist eine rein praktische Frage, ob man für die Pflanzen zur Feststellung des Typus oder der Norm die wildwachsenden oder die kultivierten Individuen nehmen will. Man pflegt gern die ersteren als Norm anzunehmen; die große Schwierigkeit besteht aber darin, daß man nie recht weiß, wieviel verschiedene Sippen oder Rassen vermischt vorkommen und daß der daraus gewonnene Typus nur relativ geringen Wert für die vorliegenden Aufgaben besitzt. Das Ideal wäre von einem einzigen Individuum auszugehen, es vegetativ oder mit Hilfe strenger Selbstbefruchtung zu vermehren, unter einigermaßen gleichen Bedingungen zu kultivieren und dann die Mittelwerte für die einzelnen Merkmale zu bestimmen. Dann käme es darauf an, durch möglichst wechselnde und genau bekannte Bedingungen die Variationsbreite festzustellen.

Das so gefaßte Problem von der Form und Größe der Variation und ihrem ursächlichen Zusammenhange mit der Außenwelt geht von dem Minimum von Voraussetzungen aus, die jeder naturwissenschaftlichen Untersuchung zugrunde liegen. Die Frage nach dem Vorkommen rein innerer, d. h. von der Außenwelt unabhängiger Variationen kann ganz offen bleiben (s. p. 291); selbst wenn sie existierten, würden wir nicht imstande sein, sie positiv nachzuweisen. Völlig unabhängig ist die Variationslehre von jeder phylogenetischen Spekulation; sie hat es zu tun mit den gegebenen Spezies und ihren Veränderungen. Anderseits gibt sie erst die notwendige Grundlage ab für jede Hypothese über die Abstammung der Arten. Ebenso unabhängig ist sie von dem Streit über die Bedeutung der Teleologie oder Finalität. Die ganze Fragestellung wird nicht davon berührt, ob man diese und jene Variation für zweckmäßig, unzweckmäßig oder gleichgültig hält. Die Frage nach der Zweckmäßigkeit ist eine Aufgabe für sich (vgl. die sehr fein durchgearbeitete Behandlung bei Detto 1904), aber eine Aufgabe, deren Formulierung aufs engste mit der ganzen Natur- und Weltauffassung des einzelnen Gelehrten verknüpft ist, und deren Lösung mit den Methoden der Naturwissenschaft heute kaum möglich erscheint.

5. Die Wirkungsweise der Außenwelt.

Die erste Aufgabe der experimentellen Variationslehre, die Feststellung der Art und des Umfanges der bei einer reinen Spezies vorkommenden Veränderungen, läßt sich auch heute schon in Angriff

nehmen. Die daran sich anschließende zweite Aufgabe: Erkenntnis des ursächlichen Zusammenhangs von Variation und Außenwelt, steht noch wie ein dunkles Geheimnis vor uns.

Denn selbst bei einem relativ so einfachen Gestaltungsprozeß, wie er sich in der Überverlängerung der Internodien, sei es im Dunkeln oder roten Licht oder starker Feuchtigkeit zeigt, kennt man nicht den inneren Zusammenhang zwischen dem äußeren Faktor und der Reaktion der Pflanze; man vgl. die kritische Darstellung des Problems bei Pfeffer (1904, p. 113) oder bei Jost (1904, p. 373). Noch sehr viel aussichtsloser erscheint das Bestreben, den Zusammenhang aufzudecken bei so verwickelten Gestaltungsprozessen wie die Blütenbildung. Bei der heutigen Sachlage wird man danach streben, zunächst die richtige Auffassung für die Stellung des Problems zu finden. In dieser Beziehung scheinen mir die bisher geltenden Anschauungen sehr verbesserungsfähig zu sein; ich habe in meiner letzten Arbeit meine eigene Auffassung dargelegt und will hier das Prinzipielle im Anschluß an neue Beobachtungen noch schärfer zu bestimmen suchen.

In der heutigen physiologischen Botanik wird kein Begriff so allgemein verwendet, als der des Reizes. Auf seine Geschichte brauche ich hier nicht einzugehen; ich verweise auf die Arbeiten Pfeffers (1893, 1897, 1904), der die eingehendste und umfassendste Darlegung des Begriffes gegeben hat. Pfeffer definiert die Reize als Auslösungsmechanismen und weist auf ihr allgemeines Vorkommen bei allen Lebensprozessen hin. Ein solcher Mechanismus setzt einen andern in der Zelle vorhandenen Mechanismus voraus, der ausgelöst wird, und dieser hängt von gewissen äußeren Faktoren wie Nahrungszufuhr, Sauerstoff, Temperatur usw. ab, die von Pfeffer als „formale Bedingungen“ bezeichnet werden. Die Reizbarkeit der Mimose ist auch heute noch das beste Beispiel, bei dem ein vorgebildeter Mechanismus unter gewissen formalen Außenbedingungen durch verschiedenartige Anstöße in Bewegung gesetzt werden kann. Auch die heliotropischen, geotropischen Bewegungen werden auf einen solchen vorgebildeten Mechanismus zurückgeführt, der durch Licht oder Schwerkraft ausgelöst wird.

Aber es gibt andere Vorgänge, auf die die Voraussetzung einer solchen Maschinenstruktur schon weniger paßt, weil der äußere Einfluß von wesentlicherer Bedeutung zu sein scheint. Die im Dunkeln gelb gefärbten Chromatophoren werden durch das Licht grün, und gewiß kann man auch hier von einer Auslösung sprechen,

aber in einem andern Sinne wie vorhin, weil keine fertige Maschine, sondern eine unfertige vorliegt. Man wird besser sagen, es fehlt eine der nötigen inneren Bedingungen und zwar die letzte, die durch das Licht gegeben ist oder wahrscheinlich auch durch einen andern Faktor herbeigeführt werden kann.

Wendet man sich zu eigentlichen Gestaltungsprozessen, so tritt die Bedeutung der äußeren Faktoren als letzte auslösende Anlässe oft ganz zurück. Für die Bildung der Geschlechtsorgane von *Vaucheria* u. a. muß das Licht eine gewisse Zeit (zB. mehrere Tage) und vor allem in einer gewissen Intensität einwirken, sonst kann der Vorgang nicht eintreten.

In einem sterilen, rein vegetativen Faden ist noch kein Mechanismus für die Bildung der Geschlechtsorgane vorhanden, er muß erst, sozusagen, aufgebaut werden, und dafür ist das Licht der wirksamste Faktor, weil dadurch nach meiner Annahme die für die Bildung notwendige Konzentration herbeigeführt wird. Mag man auch eine andere Auffassung darüber haben, so viel ist sicher, das Licht schafft erst die wesentlichen Vorbereitungen, bringt erst die inneren Bedingungen zu einer solchen Beschaffenheit, daß die Potenzen der Geschlechtsbildung zur Verwirklichung gelangen. Die Intensität des Lichtes bestimmt in solchem Falle darüber, was geschehen soll.

Eine nähere Einsicht in den Verlauf des Vorganges fehlt uns; wir wissen nicht, in welcher Weise, welchem Grade rein auslösende oder nach Maßgabe ihres Energiegehaltes wirksame Faktoren zusammenwirken. Aber in keinem Falle kann man die Wirkung des Lichtes als eine bloß „veranlassende, auslösende“ bezeichnen. Würde man auch alle solche Vorgänge vorläufig als Reizwirkungen auffassen, wozu Pfeffer neigt, so hat man dazu volles Recht; aber dann ist der Begriff des Reizes so allgemein gehalten, daß er überhaupt jeder Bestimmtheit entbehrt. Der engere Begriff des Reizes als eines Auslösungsmechanismus hat bei seiner Übertragung auf die Gestaltungsprozesse entschieden nicht klärend gewirkt, sondern zu einer Auffassung über den Zusammenhang von Außenwelt und Organismus geführt, der ich von meinem Standpunkt aus nicht beistimmen kann. Ich führe als Beispiel Jost an, der sich so äußert (a. a. O., p. 414): „Ob nun aber die äußeren Faktoren direkt oder nur durch Vermittlung älterer Teile auf den sich gestaltenden Teil einwirken, jedenfalls führen sie stets zu Auslösungen, sie sind nie das Gestaltende selbst. Das Gestaltende

liegt in der Pflanze oder besser gesagt im eigentlichen Protoplasma." Eine ähnliche Auffassung findet sich zB. bei Reinke, Goebel, Detto u. a.

Dem letzten Satz von Jost wird jeder zustimmen; um so weniger kann ich es aber gegenüber dem ersten tun. Denn Jost hat nach meiner Meinung übersehen, daß das Protoplasma erst dann etwas zu gestalten vermag, wenn die Außenwelt direkt oder indirekt ihm die nötige innere Beschaffenheit verliehen hat, infolge deren es die in ihm liegenden Fähigkeiten entfalten kann. Ich will zur Klarstellung meiner Auffassung noch einige Beispiele heranziehen und mit einem solchen beginnen, bei dem anscheinend die Außenwelt nur als auslösender Faktor in Betracht kommt.

Die bestimmte Lage eines Organs, sei es die aufrechte eines orthotropen oder die schiefe bis horizontale eines plagiotropen, soll durch den spezifischen Reiz der Schwerkraft bedingt sein, der einen vorgebildeten Mechanismus („Reizstruktur") bei allen abweichenden Lagen so auslöst, daß die normale Stellung erreicht wird. Diese für jedes Organ charakteristische Reizstruktur wird als erblich fixiert angenommen. Das stimmt bekanntlich nicht für alle Fälle, da plagiotrope Organe unter dem Einfluß des Lichtes, der Dunkelheit usw. ihre Lage verändern (Pfeffer 1904, p. 615). Das bekannteste Beispiel, das von Stahl (1884) entdeckt wurde, ist das Rhizom von *Adoxa moschatellina*, das horizontal im Boden kriecht, jedoch bei Beleuchtung sich positiv geotropisch verhält. Unter unbekannten „inneren" Bedingungen wächst aber das Rhizom auch aufwärts (negativ geotropisch). Solche „Umstimmungen" sind bei zahlreichen Gewächsen bekannt (vgl. Jost 1904, p. 552). Wie Pfeffer sich gut ausdrückt, ist in solchen Fällen die Lage abhängig von dem jeweiligen Zustand (Stimmung oder Tonus) des Organismus, der mit der Entwicklung und den Außenbedingungen veränderlich ist.

Den deutlichsten Fall dieser Art stellt nach eigenen Untersuchungen das Rhizom von *Ranunculus lingua* dar. Bei gewöhnlicher Kultur entsteht das Rhizom unterirdisch aus der Basis der beleuchteten Pflanze und wächst plagiotrop anfangs etwas schief, dann mehr oder minder horizontal. Stelle ich aber die ganze Pflanze oder das Rhizom für sich dunkel, so krümmt es sich aufwärts (negativ geotropisch) und sucht bei jeder Lageänderung diese Lage wieder auf. Wenn ich durch Einwirkung des Wassers (Klebs 1904, p. 602) an der beleuchteten Pflanze selbst

das Rhizom entstehen lasse, so krümmt es sich abwärts (positiv geotropisch).

Ich folgere hieraus: Potentiell hat das Rhizom von *Ranunculus lingua*, *Adoxa* usw. (wahrscheinlich jedes Organ) die Fähigkeit, jede beliebige Lage zur Schwerkraftrichtung anzunehmen. Der Reiz der Schwerkraft wird bei jeder Lage mitwirken, aber da er immer der gleiche bleibt, kann er gar nicht ausschlaggebend sein. Entscheidend für die Lage sind die andern Wirkungen der Außenwelt, welche die innere Beschaffenheit des Protoplasmas (innere Bedingungen) derart bestimmen, daß eine der möglichen Gleichgewichtslagen eingenommen wird. Die Schwerkraft ist demgemäß nur einer unter vielen andern äußeren Faktoren; von einer spezifischen geotropischen Empfindlichkeit kann man in solchen Fällen überhaupt nicht reden. Aber das ist eine Sache für sich, die hier nicht weiter verfolgt werden soll.

Die eben kurz angedeutete tiefgreifende Wirkung der Außenwelt, die mit dem Ausdruck der Veranlassung, „der Auslösung“, in keiner Weise gekennzeichnet ist, tritt noch viel deutlicher bei den komplizierten Gestaltungen hervor.

An dem Stengel einer gestreckten Infloreszenz von *Sempervivum* ist unter normalen Verhältnissen kein Vegetationspunkt in den Achseln der Blätter erkennbar. Nichts ist da, als Zellen, denen wir nur die Fähigkeit, sich zu teilen, zuschreiben müssen, die aber eben bei typischem Verhalten nie zur Teilung kommen. Und was kann man durch geeignete Wirkungen der Außenwelt aus diesen Zellen hervorrufen! Ausläufer und Rosetten, einzelne Blüten bis zu ganzen Blütenständen, und alle die mannigfachen Zwischenformen von Rosetten, Ausläufern und Infloreszenzen! Alles dieses geschieht durch die kombinierten Wirkungen von Licht, Feuchtigkeit, Temperatur, Nährsalzen usw. auf die Blätter, den Stengel, die Wurzeln, wodurch der Zufluß von Nahrung zu den teilungsfähigen Zellen reguliert werden kann. Aber es kommt nicht bloß auf die größere oder geringere Menge der Nahrung, sondern auf deren Beschaffenheit (Konzentration usw.) an. Diese Bedingungen bringen je nach ihrer Beschaffenheit bald diese, bald jene der bis dahin schlummernden Potenzen zur Entfaltung.

Äußere und innere Auslösungen spielen, wie Pfeffer so richtig hervorgehoben hat, eine sehr wichtige Rolle in jedem Lebensvorgang, dem einfachsten wie dem kompliziertesten. Aber man darf nicht vergessen, daß die gesamte Energie mit allen ihren Formen von der

Außenwelt stammt. Sie ist daher ebenso sehr Veranlassung wie tatsächliche Ursache in dem gleichen Sinne, wie sie es für die verwickelten meteorologischen Erscheinungen, ja selbst für das Verhalten eines ganz einfachen anorganischen Körpers ist. Denn es gilt ganz allgemein der Satz: **Was für Merkmale an einfachen Körpern wie an einer komplizierten Zelle auftreten, hängt von ihrer inneren Struktur ab, d. h. der Beschaffenheit ihrer letzten Teilchen mit der Gesamtheit ihrer Potenzen. Die Außenwelt bestimmt dann, daß überhaupt irgend ein Merkmal und welches von den möglichen in die Erscheinung tritt.**

Von diesen Gesichtspunkten aus erscheint die immer noch so viel besprochene Frage, was wichtiger sei, der Organismus selbst oder die Außenwelt, als eine müßige und überflüssige. Eine solche Wertabschätzung hat keine wissenschaftliche Bedeutung, weil beide absolut notwendig zusammengehören.

6. Der Einfluß der Ernährung.

In einer früheren Darlegung (1904) habe ich mich auf Grund der Erfahrungen an Algen und Pilzen gegen die Annahme spezifischer formativer äußerer Reize ausgesprochen. Es sind immer die gleichen äußeren Bedingungen, welche bei allen Gestaltungsprozessen wirksam sind. Der entscheidende Grund für das Auftreten von Fortpflanzungsorganen an Stelle des vorhergehenden Wachstums muß in quantitativen Veränderungen der für alle Gestaltungsprozesse wichtigen allgemeinen äußeren Bedingungen zu suchen sein. Diese Änderungen entsprechen ihrer Bedeutung nach den „formativen Reizen“. Für die geschlechtliche Fortpflanzung der Algen und Pilze stellte ich die Hypothese auf, daß eine wesentliche innere Bedingung in einer gewissen Konzentration der Nährstoffe besteht; ich übertrug diese Hypothese auch auf die Blütenbildung der Phanerogamen. In neuester Zeit hat Loew (1904) einen ähnlichen Gedanken ausgesprochen, nur daß er die Konzentration des Zuckers allein als den wesentlichen Faktor hinstellt, während ich die Frage, ob nicht neben Zucker auch andere Nährstoffe in Betracht kommen, ganz offen lasse.

Jeder Gestaltungsvorgang wie irgend ein anderer Lebensprozeß hängt von einer Anzahl von inneren Bedingungen ab, die zueinander in bestimmtem Verhältnis stehen, und von denen jede einen

gewissen Wirkungsgrad besitzen muß. Dieser Wirkungsgrad folgt der Sachs-Erreraschen Regel; er ist näher bestimmt durch Minimum, Optimum, Maximum. Sowohl das Verhältnis der inneren Bedingungen zueinander, wie der Wirkungsgrad jeder einzelnen hängt in sehr mannigfaltiger Art von der Außenwelt ab.

Denn nehmen wir als Beispiel eine einzelne Zelle oder Zellgruppe (zB. einen Vegetationspunkt) und betrachten allein die Konzentration des Zuckers, so wird diese bestimmt durch das Verhältnis von Zufuhr und Verbrauch. Auf beides wirken die äußeren Faktoren ein. Die Zufuhr wird reguliert durch den Einfluß des Lichtes, der Temperatur, der Nährsalze, des Sauerstoffs, des Wassers auf die Produktion, wie durch die Konsumtion aller übrigen Organe. Der Verbrauch innerhalb der Zelle selbst wird aber ebenfalls durch die gleichen Einflüsse bestimmt. Es ergibt sich ohne weiteres, wie die gleiche, für einen Gestaltungsprozeß wesentliche innere Bedingung durch verschiedenartige Wirkungen der Außenwelt verändert wird. Ich erinnere an die früher besprochene Bildung des Anthocyans in den Blüten.

In letzter Linie handelt es sich bei allen solchen Lebensprozessen um innere Stoffwechselprozesse, und bei der heutigen Unkenntnis der eigentlichen Vorgänge kann man, um einen kurzen Ausdruck zu haben, allgemein von Ernährungsbedingungen im weitesten Sinne sprechen.

Nach Darwin war Knight einer der ersten, welcher die Variabilität der Kulturpflanzen dem Überschuß an Nahrung zuschrieb, der ihnen zur Verfügung steht. Auch Darwin selbst neigt dieser in Kreisen der Praktiker weit verbreiteten Meinung zu, denn er sagt (1868, p. 257): „Of all the causes which induce variability, excess of food, whether or not changed in nature, is probably the most powerful.“ Bei diesen Ansichten handelt es sich aber vor allem um die Entstehung erblicher Variationen, der Mutationen im Sinne de Vries', über deren erste Entstehung, wie de Vries auseinandersetzt, nichts näheres bekannt ist. Sicher ist nur, daß nach den Erfahrungen dieses Forschers, die mit der Praxis in Übereinstimmung sind, gute Ernährung die Ausbildung der besonderen Rassenmerkmale sehr begünstigt (de Vries I, p. 627, II, p. 523), schlechte sie oft ganz zum Verschwinden bringt; vgl. auch Goebel 1886, p. 284, 1898, p. 159.

Wenn de Vries meint, daß gute Ernährung nur dann wirkt, wenn das betreffende Merkmal als vorgebildete Anlage (Pangen)

vorhanden ist, so kann ich nach meinen früheren Darlegungen ihm keineswegs beistimmen. Vielmehr stelle ich mir vor, daß die Fähigkeit zu solchen Rassenmerkmalen, wie gefüllte Blüten, Fasziation, Zwangsdrehung usw. ganz allgemein verbreitete Potenzen bei den Phanerogamen sind. Spezifische Unterschiede treten uns nur insofern entgegen, als die äußeren Bedingungen, die ihre Entfaltung hervorrufen, bei den einzelnen Arten verschieden sein können, und daß es bei unserer heutigen Kenntnis leichter sein wird, dies bei der einen als bei der andern Art zu erreichen.

Alle *Campanula*-Arten haben die Potenz, gefüllt blühende Rassen zu erzeugen. Die Exemplare von *Campanula trachelium* in meinem Garten haben in den letzten drei Jahren keine Anfänge der Füllung gezeigt. Ein einzelnes Individuum hat nach Erfahrungen von zwei Jahren bei sehr günstiger Ernährung ebensowenig Füllung beobachten lassen. Irgend eine Disposition dafür kann bei ihm unmöglich angenommen werden. Und doch steckt die Potenz in ihm. Denn zufällig, d. h. bei noch nicht wieder hergestellten Bedingungen kam sie in wenigen Blüten zur Verwirklichung.

Mehr oder weniger werden alle Mißbildungen der vegetativen und der sexuellen Organe, wie sie schon nach heutigen Erfahrungen durch Tiere oder Parasiten hervorgerufen werden, ebenso durch besondere Kombinationen der eigentlichen äußeren Faktoren hervorzurufen sein. In den einen Fällen handelt es sich um lokale Einwirkungen, in andern um allgemeine — das Resultat kann das gleiche sein. Eine Disposition gewisser Individuen für Mißbildungen, wie sie Peyritsch (1878, p. 4), ebenso Goebel (1898, p. 162) voraussetzen, kann vorhanden sein, dann nämlich, wenn durch die vorhergehenden Kulturbedingungen oder durch den Einfluß sexueller Mischung bereits gewisse innere Bedingungen vorbereitet sind. Aber es erscheint diese Annahme nicht notwendig.

Der Ausdruck gute oder üppige Ernährung (excess of food) oder günstige Lebenslage (de Vries) ist wenig geeignet, sobald man sich die Frage nach dem engeren Zusammenhang von Variation und Außenwelt vorlegt. Denn dabei wird keine Rücksicht genommen auf die Verschiedenheit der Bedingungen für die verschiedenen Lebensprozesse. Die alte praktische Erfahrung, daß das vegetative Wachstum und die Fortpflanzung ganz verschiedene Ansprüche machen, daß die letztere lebhafter erfolgt, wenn das Wachstum eingeschränkt wird, ist durch meine Studien an Algen und Pilzen eingehend begründet und untersucht worden. Die Ver-

suche mit *Sempervivum* lehren deutlich genug die Verschiedenheit der äußeren Bedingungen für Rosetten- und Blütenbildung.

Diese Scheidung der beiden Bedingungskomplexe ist aber doch nur ein ärmlicher Notbehelf. Denn eine solche Blüte setzt sich aus zahlreichen Gliedern zusammen, aus Kelch-, Blumen-, Staub-, Fruchtblättern. Für jedes dieser Glieder müssen wieder besondere Bedingungskomplexe angenommen werden, nicht bloß theoretisch, sondern auf Grund der empirischen Erfahrung, daß alle diese Glieder selbständig für sich variieren. Dabei handelt es sich immer um die gleichen Bedingungen, die Verschiedenheit von diesen kann nur in quantitativen Unterschieden zu suchen sein. Aber vergeblich wäre es heute, sich klare Vorstellungen dieser mannigfach quantitativ abgestuften Bedingungskomplexe zu machen.

Man muß sich dabei vorläufig begnügen, die größeren Unterschiede des Wachstums und der Fortpflanzung im speziellen Fall der Rosetten- und Blütenbildung zu skizzieren, wie ich es schon an früherer Stelle (s. p. 264) versucht habe. Für die Rosettenbildung sind günstige Wachstumsbedingungen charakteristisch: reiche Düngung des Bodens, reichliche Feuchtigkeit bei hellem Licht, durchschnittlich optimale Temperaturen (zwischen 20—30). Bei lebhafter Produktion der Nährstoffe, anderseits lebhaftem Verbrauch durch das Wachstum wird sich kein sehr großer Überschuß von Stoffen erhalten.

Für die Blütenbildung erscheint gerade ein Überschuß an Nährstoffen, besonders, wie ich annehme, eine gesteigerte Konzentration, wesentlich. Fortdauernde Erzeugung von Kohlehydraten im Licht, anderseits Einschränkung der Nährsalzaufnahme, der Feuchtigkeit trotz erhöhter Transpiration führt die Pflanze mehr und mehr in den blühreifen Zustand. Aber die Vorbereitungen genügen allein nicht, die gleichen Bedingungen müssen fortwirken für die eigentliche Entwicklung der Infloreszenz. Je mehr sich diese Bedingungen dem Optimum nähern, um so üppiger tritt das Blühen ein; man erinnere sich des weit alles Durchschnittsmaß übertreffenden Exemplars (s. p. 175).

Eine allgemeine Methode, Blütenvariationen aller möglichen und zum Teil höchst auffälliger Art künstlich hervorzurufen, besteht darin, in dem richtigen Zeitpunkt kurz vor und während der allerersten Anlage statt günstiger Blütenbedingungen günstige Wachstumsbedingungen anzuwenden. Dabei kann man noch verschiedene Wege einschlagen. Man kultiviert die ganze Pflanze vom

geeigneten Moment ab in nahrungsreicher, warmer, feuchter Erde, feuchter Luft, hellem Licht, so daß die Wachstumsbedingungen bis zu der terminalen Infloreszenz dringen, oder man läßt nach typischer Ausbildung von ihr aus den Achseln der sonst sterilen Stengelblätter laterale Blütenzweige entstehen, die dann von Anbeginn an den veränderten Verhältnissen unterworfen sind, oder man entfernt den Blütensproß und ruft aus der Basis, aus den Achseln der Rosettenblätter in freiem Lande bei relativ günstigen Blütenbedingungen neue Blütensprosse hervor. Durch ihre Stellung an der Basis in unmittelbarster Nähe der nahrungliefernden Rosettenblätter, sowie des Bodens sind zugleich relativ günstigere Wachstumsbedingungen vorhanden.

Aber wir besitzen noch eine andere Methode, Blüten- und Rosettenvariationen zu erzeugen, indem wir statt optimaler Bedingungen des Wachstums solche verwenden, die dieses selbst in ungünstigem Sinne beeinflussen, jedoch in viel geringerem Grade als die Blütenbildung. Das geschieht durch Verwendung der Dunkelheit, einer konstanten höheren Temperatur von 30°, roten Lichts usw. In diesen Fällen wirken auf die neu entstehenden Blütenanlagen nur relativ günstige Wachstumsbedingungen ein und bewirken die Blütenvariationen. Schwieriger zu beurteilen sind jene Versuche mit anorganischen Nährlösungen, wo einerseits die reichliche Zufuhr von Nährsalzen für das Wachstum absolut günstig, die hohe Konzentration nur relativ günstig ist.

Aus diesen Methoden ergeben sich überaus mannigfaltige Mischungen der beiden Bedingungskomplexe für Rosetten- und Blütenbildung, und daraus erklärt sich der große Reichtum der so verschiedenartigen Variationen, die früher beschrieben worden sind. Alles ist verändert, der Typus, die Norm beiseite geschoben, die ganze Pflanze aus ihren seit Jahrhunderten gewohnten Geleisen geworfen, und sie scheint ein Spielball für die auf sie einstürmenden neuen Bedingungen geworden zu sein.

Aber alles das genügt nicht, sondern fordert zu neuen Versuchen auf. Denn es fehlt die genauere Ausarbeitung der Methoden, es ist bisher nicht möglich, diese oder jene bestimmte Variation zB. die Umbildung der Staub- in Blumenblätter, der Frucht- in Staubblätter mit Sicherheit hervorzurufen. Man ist noch zu sehr von zufälligen Umständen abhängig und kann ihr Eintreten noch nicht mit Sicherheit berechnen. Die Schwierigkeiten sind sehr groß, und es läßt sich nicht voraussehen, wie und wann sie überwunden

werden. Aber die Aufgabe liegt klar vor, durch mannigfaltigere und weit feiner ausgearbeitete Methoden mit Hilfe der Außenwelt den ganzen unübersehbaren Reichtum von Gestaltungsmöglichkeiten ans Licht zu bringen.

7. Schlußbemerkungen.

Mit bestimmter Absicht bin ich in der ganzen Darlegung auf die Frage der Erblichkeit nicht eingegangen. Die von mir gestellte Frage ist zunächst ganz unabhängig von dem Problem der Erblichkeit, das von de Vries in so ausgezeichneter und erfolgreicher Weise behandelt worden ist. Für meine Frage kann ich ausgehen von irgend einem beliebigen Individuum einer reinen Spezies oder auch von mehreren, die eventuell nah verwandten Spezies angehören; ich kann untersuchen, welche Variationsmöglichkeiten (Potenzen) existieren. Um die Frage einfacher zu fassen, habe ich die sexuelle Fortpflanzung ausgeschlossen.

Jene zahlreichen erblichen, sprungweise auftretenden Änderungen, die besonders als Rassenmerkmale von Kulturpflanzen erscheinen und die von Korschinsky (1901) kurz zusammengestellt, von de Vries eingehend untersucht worden sind, beruhen auch nur auf Verwirklichung solcher vorauszusetzender Potenzen. De Vries nimmt für seine retrogressiven und degressiven Mutationen an, daß sie durch Aktivierung schon vorher vorhandener „Pangene" zustande kommen. Aber die Ähnlichkeit mit den Variationen geht weiter; denn man muß sagen, alle die Charaktere, die als solche Mutationen hervortreten, mögen sie sich beziehen auf die Farbe, auf die Form der Blätter, des Stengels, auf Lebensdauer und Blütezeit, auf die mannigfachen Umgestaltungen, Füllung, Durchwachsung, auf die ganze Gestalt der Pflanze, Riesen- oder Zwergwuchs usw. können als Variationen einer Spezies zur Entwicklung kommen. Jedenfalls auch in den Fällen, wo dies noch nicht nachgewiesen ist, muß die Möglichkeit offen bleiben, namentlich im Hinblick auf die geringe Zahl der Untersuchungen über die potentielle Variationsbreite.

Für die neu entdeckten *Oenothera*-Arten, die nach de Vries durch „progressive Mutationen" zustande kommen, nimmt er die Entstehung neuer Pangene, d. h. in meinem Sinne neuer Potenzen an. Beweisen oder widerlegen läßt sich eine solche Annahme nicht. Aber sie erscheint mir allerdings sehr wenig gestützt und sehr unwahrscheinlich. Denn die Unterschiede der elementaren *Oenothera*-

Arten sind doch so klein, daß die Variationsbreite einer einzelnen Spezies die Charaktere aller anderen möglicherweise mit einschließen wird.

Das sprungartige Auftreten, auf das de Vries besonderes Gewicht legt, kann noch weniger zur Unterscheidung von Variation und Mutation dienen, worauf schon von Reinke, von Errera und Detto hingewiesen wurde. Denn auch jede Variation kann man sich nur in kleinen Sprüngen fortschreitend denken, und tatsächlich bedeuten manche Variationen sehr auffällige Sprünge. Es bleibt daher kein anderer Unterschied zwischen Variationen und Mutationen übrig als der eine wichtige: diese sind erblich, jene nicht. Nun hat de Vries selbst durch seine Untersuchungen über Halb- und Mittelrassen den Nachweis erbracht, daß ganz verschiedene Grade der Erblichkeit existieren; auch dieser einzige Unterschied in der Erblichkeit trennt Variation und Mutation nur dem Grade, nicht dem Wesen nach.

Aber jetzt steht man vor der Hauptfrage, was ist eigentlich Erblichkeit — eine Frage, die zu den am meisten besprochenen der Neuzeit gehört. Sucht man mit Verzicht auf alle phylogenetischen Hypothesen nach einem objektiven Merkmal, so findet man nur das eine, das auch stets verwendet wird: der Vergleich der Nachkommen mit ihren Eltern. Dieser Vergleich kann wenigstens bei Pflanzen, im Prinzip auch bei den Tieren nur von wirklichem Werte sein, wenn das Verhältnis zur Außenwelt berücksichtigt wird und Eltern wie Nachkommen bei gleichen Bedingungen verglichen werden. Das ist einfach selbstverständlich, man scheut sich nur, es klar auszudrücken bei dem noch allgemein herrschenden Glauben an die Autonomie der Spezies. Aber alles, was an einer Spezies geschieht, ist immer ein notwendiges Produkt von spezifischer Struktur und Außenwelt.

Wenn die Nachkommen, die auf vegetativem Wege oder durch Selbstbefruchtung entstanden sind, unter gleichen Umständen gleiche Merkmale wie die Eltern zeigen, so ist das überhaupt kein besonderes Problem. Vielmehr besteht das Problem, zu erklären, warum das nicht vollständig der Fall ist, warum individuelle Unterschiede selbst bei vegetativer Teilung erscheinen. Die Antwort lautet: wir sind bisher nicht imstande, aus früher dargelegten Gründen auch nur innerhalb einer Generation für konstante Bedingungen zu sorgen und außerdem die Nachwirkungen früherer ungleicher Bedingungen aufzuheben. Es besteht mindestens die

Möglichkeit, daß diese individuellen Unterschiede auf solche der Außenfaktoren zurückzuführen sind.

Das Problem der Erblichkeit tritt erst in voller Schärfe hervor bei jenen, von Korschinsky als Heterogenesis, von de Vries als Mutationen bezeichneten Änderungen, durch die die Nachkommen sich unter anscheinend gleichen Bedingungen sehr auffallend von den Eltern unterscheiden, so, wenn unter einer blau blühenden *Campanula* plötzlich ein weiß blühendes Exemplar erscheint, das diese Eigentümlichkeit auch auf seine Nachkommen überträgt. Von der Entstehung eines neuen Merkmals, d. h. einer neuen Potenz, kann dort keine Rede sein, da jedes blau blühende Exemplar unter Umständen weiße Blumen als Variation erzeugen kann; auch de Vries spricht nur von einem Latentwerden eines Pangens. Es ist auch sehr wahrscheinlich, daß die weißblühende Pflanze unter besonderen Umständen (Zuckerzufuhr und dergl.) blaue Blüten als Variation zeigen kann. Was hat sich nun bei dem Vorgang der Mutation geändert? Augenscheinlich das Verhältnis der Potenz zur Außenwelt. Als Variation tritt die weiße Farbe nur unter eng begrenzten Bedingungen auf, als Mutation unter sehr viel weiter ausgedehnten, so daß auch die gewöhnlichen Verhältnisse der Kultur oder der freien Natur dazu ausreichen.

Worin diese Änderung besteht, ist Geheimnis. Aber von dem Standpunkt, der hier vertreten wird, läßt sich wenigstens das Problem so stellen, daß eine Bearbeitung möglich erscheint. Denn eine solche Änderung kann eben auch nur wie jede individuelle Variation durch Änderungen der Außenwelt hervorgerufen werden. Nur müssen dabei besondere Kombinationen der Außenfaktoren tätig sein, die viel tiefer eingreifen als bei den Variationen. Es wird darauf ankommen, den empirischen Nachweis dieser theoretischen Forderung zu leisten und künstlich mit Hilfe der Außenwelt Mutationen hervorzurufen. Hierin liegt ein Hauptproblem der Abstammungslehre, soweit sie mit heutigen experimentellen Mitteln angreifbar erscheint.

Literatur-Verzeichnis

Askenasy, E., Über den Einfluß des Lichtes auf die Farbe der Blüten. Botan. Zeitung 1876.

Bailey, L. H., The Survival of the Unlike. New-York 1896.

Bateson, W., and Miß Saunders, Experimental studies in the physiology of heredity. London 1902.

Berthold, G., Untersuchungen zur Physiologie der pflanzlichen Organisation. Leipzig I, 1903; II, 1904.

Bitter, G., Dichroismus und Pleochroismus als Rassencharaktere. Festschrift Ascherson 1904.

Bonnier, G., Recherches expérimentales sur l'adaptation des plantes en climat alpin. Corbeil 1895.

Brenner, W., Untersuchungen an einigen Fettpflanzen. Inaug.-Dissertat. Basel. Flora 1900.

Burgerstein, A. Die Transpiration der Pflanze. Jena 1904.

Buscalioni, E., et Pollacci, G., Le antocianine ed il loro significato biol. Atti Inst. Pavia, vol. VIII, 1903.

Candolle, C. de, Étude sur l'action des rayons ultraviolets sur la formation des fleurs. Arch. sc. nat. Genève 1882.

Correns, C., Experimentelle Untersuchungen über die Entstehung der Arten. Archiv f. Rassen u. Gesell.-Biologie I, 1904.

—, Ein typisch spaltender Bastard zwischen einer einjährigen und einer zweijährigen Sippe des *Hyoscyamus niger*. Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch. 1904.

Curtel, G., Recherches physiologiques sur la fleur. Ann. d. Scienc. nat.,, Sér. VIII, T. 6, 1898.

Darwin, Ch., The variation of animals and plants under domestication. Vol. I—II, 1868.

Detto, C., Die Theorie der direkten Anpassung. Jena 1904.

Dingler, H., Rückschlag der Kelchblätter eines Blütenstandstecklings zur Primärblattform. Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch. 1897.

Driesch, H, Naturbegriffe und Naturarteile. Leipzig 1904.

Eichler, A. W., Blütendiagramme, Teil II. Leipzig 1878.

Eimer, Th., Die Entstehung der Arten usw. Jena 1888.

Engelmann, Farbe und Assimilation. Botan. Zeitung 1883.

—, Untersuchungen über quantitative Beziehungen zwischen Absorption und Assimilation. Botan. Zeitung 1884.

Errera, L., Une leçon élémentaire sur le darwinisme. 2. édition 1904.

Flahault, Ch., Nouvelles observations sur les modifications des végétaux. Ann. Scienc. Sér. VI, T. IX, 1878.

Goebel, K., Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Blätter. Botan. Zeitung 1880 und 1882.

—, Beiträge zur Kenntnis der gefüllten Blüten. Jahrb. f. wiss. Botan. 1886.

—, Organographie der Pflanzen, Bd. I, 1898; II, 1900.

—, Über Regeneration im Pflanzenreich. Biol. Centralbl. 1902; ferner Flora 1903.

—, Die kleistogamen Blüten und die Anpassungstheorie. Biol. Centralbl. 1904.

Günthart, A., Beiträge zur Blütenbiologie usw. Stuttgart 1902.

Hertel, E., Über Beeinflussung der Organismen durch Licht, speziell durch die chemisch wirksamen Strahlen. Zeitschr. f. allg. Physiol. 1904.

Hildebrand, Fr., Einige biologische Beobachtungen. Ber. d. Deutsch. botan. Ges 1904.
Irmisch, Th., Über einige Crassulaceen. Botan. Zeitung 1860.
Johannsen, W., Über Erblichkeit in Populationen und in reinen Linien. Jena 1903.
Kassowitz, M., Allgemeine Biologie, Bd. II, Wien 1899.
Kerner, A., von Marilaun, Pflanzenleben II, Leipzig 1891.
Klebs, G., Zur Physiologie der Pilze III. Allg. Betrachtungen. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXV, 1900.
—, Einige Ergebnisse der Fortpflanzungs-Physiologie. Ber. d. Deutsch. botan. Ges. 1901.
—, Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen. Jena 1903.
—, Probleme der Entwicklung I—III. Biol. Centralbl. 1904.
Kohl, F. G., Die assimilatorische Energie des blauen Lichtes. Ber. d. Deutsch. botan. Ges. 1897, p. 14 u. 361.
Korschinsky, L., Heterogenesis und Evolution. Flora, Ergänzbd. 1901.
Küster, E., Experimentelle Untersuchungen über Wurzel- und Sproßbildung an Stecklingen. Ber. d. Deutsch. botan. Ges. 1904.
—, Beiträge zur Kenntnis der Wurzel- und Sproßbildung an Stecklingen. Jahrb. f. wiss. Botan., XL, 1904.
Ludwig, F., Über Variationskurven u. Variationsflächen d. Pflanzen. Bot. Centralbl. 1895.
Mac Cullum, On the nature of the stimulus causing the change of form in *Proserpinaca palustris*. Bot. Gaz. 1902.
Masters, M., Pflanzenteratologie; übersetzt von Dammer. Leipzig 1886.
Mohl, H., Vermischte Schriften botanischen Inhalts. Tübingen 1845.
Molisch, Der Einfluß des Bodens auf die Blütenfarbe der Hortensien. Botan. Zeitung 1897.
Molliard, M., De l'hermaphroditisme chez la Mercuriale et le Chanvre. Rev. gén. de Bot. X, 1898.
—, Teratologie et traumatisme. Ebenda XV, 1903.
Montemartini, S., Intorno all'influenza dei raggi ultraviolette etc. Ist. bot. Pavia IX, 1903.
Moquin-Tandon, A., Éléments de Teratologie. Paris 1841.
Naegeli, K., Mechanisch-physiologische Abstammungslehre. München 1884.
Overton, Beobachtungen und Versuche über das Auftreten von rotem Zellsaft bei Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Botan., XXXIII, 1898.
Penzig, O., Pflanzenteratologie. Genua, Bd. I, 1890; II, 1894.
Peyritsch, J., Untersuchungen über die Ätiologie pelorischer Blütenbildungen.
—, Zur Ätiologie der Chloranthien einiger *Arabis*-Arten. Jahrb. f. wiss. Botan., XIII, 1882.
—, Über künstliche Erzeugung von gefüllten Blüten usw. Sitzber. d. Wiener Akad., Bd. 97, 1888.
Pfeffer, W., Die Reizbarkeit der Pflanzen. Leipzig 1893.
—, Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., Leipzig, I, 1897; II, 1901—1904.
Reinke, J., Einleitung in die theoretische Biologie, Berlin 1901.
Reinöhl, F., Die Variation im Androeceum der *Stellaria media*. Botan. Zeitung 1903.
Sachs, J., Über den Einfluß des Tageslichtes, 1863. Gesammelt. Abh. I.
—, Wirkung des Lichtes auf die Blütenbildung, 1864. Ebenda.
—, Stoff und Form der Pflanzenorgane, I, 1880; II, 1882. Ges. Abh. II.
—, Über die Wirkung der ultravioletten Strahlen auf die Blütenbildung, 1887. Ges. Abh. I.
—, Notiz über *Begonia*-Stecklinge, 1892. Ges. Abh. II, p. 1170.

Senebier, J., Physikalisch-chemische Abhandlungen über den Einfluß des Sonnenlichtes. Übersetzg., Leipzig 1785.

Strasburger, E., Versuche mit diözischen Pflanzen. Biol. Centralbl. 1900.

Strohmer und Stift, Über den Einfluß der Lichtfarbe auf das Wachstum der Zuckerrübe. Öst.-Ung. Zeitschr. f. Zucker, I, 1904.

Tammes, T., Die Periodizität morphologischer Erscheinungen. Verh. K. Akad. Wet. Amsterdam 1903.

Teodoresco, E. C., Influence des diverses radiations lumineuses sur la forme et la structure des plantes. Ann. d. Sc. nat., 8. Sér., T. X, 1899.

Vöchting, H., Über Organbildung im Pflanzenreich. Bonn, Bd. I, 1878; II, 1884.

—, Über die Bildung der Knollen. Cassel 1887.

—, Über den Einfluß des Lichtes auf die Gestaltung und Anlage der Blüten. Jahrb. f. wiss. Botan., XXV, 1893.

—, Über Blüten-Anomalien. Ebenda, Bd. XXXI, 1898.

de Vries, Intrazellulare Pangenesis. Jena 1889.

—, Mutationstheorie. Leipzig, I, 1901; II, 1902—1903.

Weiße, A., Die Zahl der Randblüten an Kompositenköpfchen usw. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXX, 1897.

Wiesner, J., Untersuchungen über den Einfluß des Lichtes und der strahlenden Wärme auf die Transpiration der Pflanze. Sitzber. d. Wiener Akad., 74, 1877.

—, Formänderungen von Pflanzen bei Kultur in absolut feuchtem Raume. Ber. d. Deutsch. botan. Ges. 1891.

Winkler, H., Über regenerative Sproßbildung auf den Blättern von *Torenia asiatica*. Ber. d. Deutsch. botan. Ges. 1903.

Wydler, H., Kleinere Beiträge zur Kenntnis der einheimischen Gewächse. Flora 1860, p. 376—384.

Figuren-Erklärung.

Tafel VIII.

Die Figuren in natürlicher Größe.

Figur 1. *Sempervivum Funkii*, Sippe II. Rosette seit 4. Mai 1904 in einem reich gedüngten Erdkasten. Infloreszenz bis zur Basis am 13. Juni abgeschnitten; laterale Blütenzweige aus den Achseln der alten Rosettenblätter; siehe Text p. 231.

Figur 2. *Sempervivum Funkii*, Sippe I. Rosette seit 11. März 1903 im Warmbeet; 21. Juli im Topf recht sonnig; am 12. August Infloreszenz bis zur Basis abgeschnitten. In den Achseln der alten Rosettenblätter (a. B.) neue Rosetten und ein blühender Ausläufer A.; gez. 28. Oktober 1903; siehe Text p. 234.

Figur 3. *Sempervivum alpinum* (?). Rosette seit 30. Mai 1904 dunkel, feucht, Gewächshaus Institut; 18. Juni hell Balkon. Die terminale Infloreszenz nicht entwickelt. Laterale Blütenzweige. Blüte zum Teil ohne Blumenblätter; gez. 2. August 1904. Beschreibung der Blüten *a*—*f*; siehe Text p. 239.

Bemerkungen zur Statolithentheorie.

Von

G. Haberlandt.

I. Vorbemerkung.

Obgleich der Statolithentheorie des Geotropismus bisher nicht eine einzige Tatsache entgegengehalten werden konnte, die mit ihr unvereinbar wäre, so hat es doch im Laufe der Diskussion nicht an Einwänden gefehlt, um deren Widerlegung ich und Němec uns in verschiedenen Arbeiten bemüht haben. Vor kurzem hat H. Fitting in seinen inhalts- und umfangreichen „Untersuchungen über den geotropischen Reizvorgang“[1]) mehrere schon früher erhobene Einwände, zum Teil in neuer Fassung wiederholt, und auch einige neue Bedenken geltend gemacht. Wenn er auch selbst zugibt, daß man in seinen Versuchen „selbstverständlich keinen Beweis gegen die ganze Statolithentheorie erblicken dürfe“ (a. a. O., p. 389), so glaubt er doch meine und Němecs Auffassung hinsichtlich der Bedeutung der Leichtbeweglichkeit der Statolithenstärke und ihrer einseitigen Ansammlung widerlegt zu haben. Gerade diese auffallende Leichtbeweglichkeit war aber für mich und Němec der Ausgangspunkt bei der Begründung unserer Ansichten über den geotropischen Reizvorgang. Der größte Teil der nachfolgenden Bemerkungen ist dieser für die Formulierung und Ausgestaltung der Statolithentheorie nicht unwichtigen Frage gewidmet. — Außerdem soll — von einigen kleineren Richtigstellungen abgesehen — in dieser Mitteilung der experimentelle Beweis erbracht werden, daß meine und Fr. Darwins Interpretation der „Schüttelversuche“, die ein so bemerkenswertes Argument zugunsten der Statolithentheorie liefern, richtig ist.

---

1) Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XLI, Heft 2 u. 3, 1905.

II. Intermittierende und kontinuierliche Reizung.

Der erste Einwand, der gegen die Statolithentheorie und zwar von Noll[1]) erhoben wurde, bestand in dem Hinweise auf den Erfolg der intermittierenden Reizung, da bei genügend kurzer Dauer der Einzelreizungen eine Umlagerung der Stärkekörner nicht stattfinden kann. Nachdem schon Jost[2]) darauf hingewiesen hatte, daß dieses Argument nicht stichhaltig sei, wurde von mir[3]) geltend gemacht, daß auch ohne Umlagerung der Stärkekörner eine Veränderung ihrer Druckrichtung möglich ist, ja stattfinden muß, wenn das Organ aus seiner geotropischen Gleichgewichtslage herausgebracht wird. Auch Pfeffer[4]) hat dem zugestimmt.

Fitting ist nun bei seinen Untersuchungen über die geotropische Präsentationszeit zu dem sehr bemerkenswerten Ergebnis gelangt, „daß bei intermittierender Reizung erst dann die gleiche Reaktionsintensität wie bei der kontinuierlichen Reizung erzielt wird, wenn die Einzelreizungen, mögen sie noch so kurz währen, im ganzen mindestens ebenso lange gedauert haben, wie die kontinuierliche Reizung“[5]). Die intermittierende Reizung hat also keine intensivere geotropische Wirkung als die kontinuierliche[6]). Das ist ein meines Erachtens sehr bedeutungsvoller Unterschied gegenüber dem Erfolg der intermittierenden heliotropischen Reizung. Von Wiesner[7]) wurde bekanntlich auf Grund von Versuchen A. Stöhrs mit Keimlingen von *Lepidium sativum* und *Vicia sativa* gezeigt, daß bei intermittierender Beleuchtung die Induktionszeit (Präsentationszeit), d. i. also die zur Hervorrufung der heliotropischen Krümmung nötige Zeitdauer, auf ein Drittel der Induktionszeit bei kontinuierlicher Beleuchtung herabgesetzt werden kann. Beim Geotropismus ist eine solche Abkürzung der Induktions-

1) Fr. Noll, Zur Keimungsphysiologie der Cucurbitaceen. Landw. Jahrb. 1901, Ergänzbd. I, p. 153, Anmerkung.

2) L. Jost, Die Perzeption des Schwerkraftreizes in der Pflanze. Biol. Centralbl., Bd. XXII, 1902, Nr. 6.

3) G. Haberlandt, Über die Statolithenfunktion der Stärkekörner. Ber. d. Deutsch. botan. Ges., Bd. XX, 1902, p. 190.

4) W. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., Bd. II, p. 643, 3. Anm.

5) a. a. O., p. 357.

6) a. a. O., p. 356.

7) J. Wiesner, Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreich, II. Teil. Denkschriften der Akad. d. Wissensch. zu Wien, Bd. 43, 1882, p. 23.

zeit durch intermittierende Reizung nicht möglich. Die Präsentationszeit bei intermittierender Reizung (d. i. die Gesamtdauer der Einzelreizungen) ist ungefähr gleich lang wie die Präsentationszeit bei kontinuierlicher Reizung.

Aus diesem Versuchsresultate wird von Fitting gefolgert, „daß die Geoperzeption auch durch die Ansammlung der Stärkekörnchen in keiner Weise intensiver wird, als ohne eine solche Ansammlung"[1]). Denn das Ergebnis war dasselbe, auch wenn die Dauer der Einzelreizungen so kurz gewählt wurde, daß die Stärkekörnchen nicht auf die Seitenwände hinüberwandern konnten. Wenn ich also in einer früheren Arbeit gesagt habe[2]), daß nach der Horizontallegung des positiv oder negativ geotropischen Organs „der anfänglich ganz schwache Reiz immer stärker wird, je mehr Stärkekörner von den Querwänden auf die Längswände hinüberwandern, und daß die Reizung am stärksten ist, wenn alle Stärkekörner auf den Längswänden angesammelt sind", so bestreitet Fitting die Richtigkeit dieser Sätze, weil sonst „doch offenbar in allen diesen Versuchen[3]) die Krümmung sehr viel später eintreten müßte, als nach kontinuierlicher Reizung"[4]).

Dieser scheinbare Widerspruch löst sich vollständig auf, wenn man zur Erklärung des Erfolges der intermittierenden gegenüber der kontinuierlichen Reizung eine Erscheinung heranzieht, die bisher in diesem Zusammenhange nicht berücksichtigt und auch von Fitting übersehen worden ist. Es ist dies die allmähliche Ermüdung des Perzeptionsapparates bei andauernder Reizung. Dieselbe spricht sich bekanntlich darin aus, daß bei der Fortdauer einer bestimmten Reizintensität eine Abschwächung oder Abstumpfung der Empfindlichkeit eintritt, die sich in einer Abnahme der Erregungsintensität äußert[5]). Eine solche Abschwächung der Sensibilität ist auch für die tropistischen Reizvorgänge nachgewiesen[6]). Wie bald sie eintritt, ist noch nicht festgestellt, doch

1) a. a. O., p. 388 (im Original gesperrt).

2) G. Haberlandt, Zur Statolithentheorie des Geotropismus. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXVIII, p. 489.

3) Über intermittierende Reizung.

4) a. a. O., p. 389.

5) Im Hinblick darauf, daß bei Abschwächung der Sensibilität durch den fortdauernden Reiz dieser eine geringere oder schließlich gar keine Erregung mehr auslöst, spricht man auch von „Akkommodation an den Reiz".

6) Vgl. W. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., Bd. II, p. 625 ff., ferner p. 365, 423, 443.

steht nichts der Annahme entgegen, daß die Abschwächung der Sensibilität schon frühzeitig, noch innerhalb der Präsentationszeit, einsetzt[1]).

Betrachten wir unter dieser Voraussetzung zunächst die Vorgänge bei der intermittierenden heliotropischen Reizung. Infolge der kurzen Dauer der Einzelreizungen, wie sie zB. bei den Stöhrschen Versuchen bewerkstelligt wurde (1 Sekunde licht, 2 Sekunden dunkel), tritt eine Abschwächung der heliotropischen Empfindlichkeit noch nicht oder nur in sehr geringem Maße ein. Die anfängliche Intensität der Erregung nimmt während der aufeinander folgenden Reizungen nicht ab und so ist die Präsentationszeit bei intermittierender Beleuchtung der Ausdruck dafür, wie lange der Reiz einwirken muß, um bei gleichbleibender Stärke der Erregung die Reaktion, d. i. die Reizkrümmung, auszulösen. — Bei kontinuierlicher heliotropischer Reizung dagegen nimmt die Intensität der Erregung schon während der Präsentationszeit ab, da eben bald eine Abschwächung der Sensibilität eintritt, und infolgedessen muß länger gereizt werden, um die Reizkrümmung auszulösen: die Präsentationszeit bei kontinuierlicher Beleuchtung ist größer als bei intermittierender Beleuchtung. Dieses Verhältnis zwischen den beiden Präsentationszeiten wird wohl auch für andere Reizarten gelten, sofern nur bei kontinuierlicher Reizung die Reizintensität annähernd gleich groß bleibt.

Wie ist nun die von Fitting festgestellte annähernde Gleichheit der Präsentationszeiten bei kontinuierlicher und intermittierender geotropischer Reizung zu verstehen? Bei der Reizung durch die Schwerkraft findet eine Abkürzung der Präsentationszeit für kontinuierliche Reizung statt, die zunächst gegenüber den Erfahrungen bei heliotropischer Reizung sehr überraschend ist. Da nicht angenommen werden kann, daß bei anhaltender geotropischer Reizung keine Abschwächung der Sensibilität eintritt — was eine ganz unverständliche Ausnahme von der allgemein gültigen Regel bilden würde —, so bleibt nur die andere Annahme übrig, daß bei der kontinuierlichen geotropischen Reizung die Reizintensität allmählich zunimmt, wodurch trotz der Abschwächung

1) Die menschliche Retina ermüdet bei mäßigem Licht schon nach etwa 5—15 Sekunden, wie aus dem Auftreten eines „negativen Nachbildes“ des beobachteten Gegenstandes hervorgeht.

der Empfindlichkeit die Erregung in ihrer anfänglichen Intensität erhalten bleibt. Jetzt müssen die Präsentationszeiten bei intermittierender und kontinuierlicher Reizung annähernd gleich sein.

Die Statolithentheorie gibt nun einen klaren Aufschluß darüber, wie bei kontinuierlicher geotropischer Reizung die Reizintensität allmählich gesteigert wird. Es geschieht dies durch das allmähliche Hinüberwandern der Stärkekörner auf die nunmehr unteren Wandungsteile, wodurch eine immer größer werdende Zahl von Stärkekörnern mit den empfindlichen Plasmahäuten in Berührung kommt und auf diese einen Druck ausübt. Der anfänglich ganz schwache Reiz wird immer stärker, wie ich bereits bei früherer Gelegenheit betont habe, und diese Zunahme der Reizintensität dauert mindestens so lange, als die „Wanderzeit" der Stärkekörner. Die Abnahme der Erregungsintensität infolge der Abschwächung der Empfindlichkeit wird durch die Zunahme der Reizintensität wieder ausgeglichen.

Wenn bei intermittierender Reizung die Einzelreizungen länger dauern, so daß die Stärkekörner Zeit finden, wenigstens teilweise auf die unteren Zellwände hinüberzugleiten, so ist die intermittierende Reizung gewissermaßen nichts anderes, als eine in mehrere Abschnitte zerlegte kontinuierliche Reizung; es ist wiederum begreiflich, daß die Präsentationszeiten ungefähr gleich groß sind.

Fassen wir das Gesagte kurz zusammen, so lassen sich folgende zwei Sätze formulieren:

1. Bei intermittierender heliotropischer Reizung ist die Präsentationszeit kürzer als bei kontinuierlicher Reizung, weil bei letzterer infolge der Abschwächung der Sensibilität die Erregungsintensität allmählich abnimmt.

2. Bei intermittierender geotropischer Reizung ist die Präsentationszeit ungefähr ebenso lang, wie bei kontinuierlicher Reizung, weil bei letzterer die Abschwächung der Sensibilität in ihrer Wirkung durch die Zunahme der Reizintensität paralysiert wird. Diese Zunahme beruht auf der allmählichen Ansammlung der Stärkekörner auf den unteren Zellwänden.

Die von Fitting nachgewiesene annähernde Gleichheit der Präsentationszeiten bei intermittierender und kontinuierlicher geotropischer Reizung spricht also nicht gegen die Bedeutung der Beweglichkeit und einseitigen Ansammlung der Stärkekörner für die Geoperzeption, wie Fitting meint, sondern ist im Gegenteil

ein neues und sehr beachtenswertes Argument zugunsten unserer Auffassung.

Schließlich möchte ich noch auf eins aufmerksam machen. Ist die im vorstehenden entwickelte Darlegung richtig, so müssen solche Pflanzenteile, in denen die als Statolithen fungierenden Stärkekörner nicht beweglich sind, bei intermittierender Reizung eine kürzere Präsentationszeit aufweisen, als bei kontinuierlicher Reizung, da eben eine Zunahme der Reizintensität nicht stattfindet. Die Verhältnisse liegen dann analog wie bei der heliotropischen Reizung. Eine experimentelle Prüfung dieser Folgerung wäre sehr erwünscht.

III. Die Beweglichkeit der Statolithenstärke und ihre Bedeutung.

Bei einer gewissen Art der Versuchsanstellung, so bei intermittierender Reizung und bei Rotationsversuchen mit sehr kleinen Zentrifugalkräften, treten bekanntlich Reizkrümmungen auf, ohne daß eine einseitige Ansammlung der Statolithenstärke zu beobachten wäre. Was die intermittierende Reizung betrifft, so war davon bereits oben die Rede. Hinsichtlich der Fliehkraftwirkung liegen Beobachtungen von Jost[1]) vor, der an Linsenwurzeln und *Panicum*-Kotyledonen bei 0,02—0,05 g zwar Reizkrümmungen, aber keine einseitigen Stärkeansammlungen feststellte. Dagegen fanden Fr. Darwin und D. F. M. Pertz[2]), daß in Keimlingen von *Setaria* und *Sorghum* bei einer Zentrifugalkraft von 0,02—0,04 g zwar nicht alle, aber doch ein großer Teil der Stärkekörner eine entsprechende Umlagerung zeigten. Die Reizkrümmungen stellten sich gleichfalls ein. Jost[3]) glaubt diese widersprechenden Befunde in erster Linie darauf zurückführen zu sollen, daß er seine Versuchsobjekte schon nach 2—3stündiger Rotation, Darwin und Pertz die ihren aber erst nach 22—24stündiger Schleuderung untersuchten. Ich habe keine Ursache, die Richtigkeit der Jostschen Angaben zu bezweifeln — daß sie keinen Beweis gegen die Statolithentheorie abgeben können, habe ich bereits bei früherer Gelegenheit[4]) dar-

1) L. Jost, Die Perzeption des Schwerereizes in der Pflanze. Biol. Centralbl., Bd. XXII, 1902, Nr. 6.

2) Fr. Darwin und D. F. M. Pertz, Notes on the Statolith-theory of Geotropism I. Experiments on the effects of centrifugal force, Proc. Royal Soc. London, 1904, Bd. 73.

3) L. Jost, Botan. Zeitung, 1904, p. 279, 280.

4) G. Haberlandt, Ber. d. Deutsch. botan. Ges. 1902, p. 191.



getan und Jost[1]) hat diesen Einwand — sofern er gegen die ganze Theorie gerichtet war — späterhin wieder zurückgezogen.

Dagegen hält Jost an einem andern Einwand fest, den jetzt auch Fitting auf Grund seiner Beobachtungen geltend macht: Wenn auch nicht einseitig gelagerte, sondern gleichmäßig über alle Zellwände verteilte Stärkekörner als Statolithen fungieren können, dann ist die Beweglichkeit der Stärkekörner und ihre Ansammlung auf den physikalisch unteren Zellwänden für die Geoperzeption überhaupt bedeutungslos. Wäre dies richtig, so würde die Statolithentheorie, wie ich und Němec sie formuliert haben, auf einen zwar nicht unentbehrlichen, aber doch sehr charakteristischen Satz verzichten müssen. Auch wäre es dann nicht mehr gut möglich, von einer Lokalisierung des geotropischen Perzeptionsapparates, von besonders differenzierten Statolithenorganen zu sprechen.

Im folgenden soll nun gezeigt werden, daß der obige Einwand nicht stichhaltig ist. Ich muß es als einen Fehlschluß bezeichnen, wenn die Ergebnisse von Versuchen, in denen die Pflanzen unter ganz unnatürlichen und ungewohnten Bedingungen reagieren, bei der Beurteilung der unter natürlichen Verhältnissen sich abspielenden Vorgänge und in Aktion tretenden Einrichtungen ohne weiteres als ausschlaggebend angesehen werden.

Was zunächst die leichte Beweglichkeit der Statolithenstärkekörner anlangt, so scheint Fitting anzunehmen, daß in allen Zellen, die Stärkekörner enthalten, ein Hinabsinken derselben stattfinde. „Daß die spezifisch schwereren Stärkekörner sich in dünnflüssigem Plasma an den Zellwänden sammeln, ist nur eine mechanische Notwendigkeit. Warum in den stärkehaltigen Zellen das Plasma so dünnflüssig ist, wissen wir nicht, ebensowenig ob nur in diesen Zellen das Plasma sich durch besondere Dünnflüssigkeit auszeichnet, da ja eben in den andern Zellen die zur Beurteilung nötigen schwereren Körperchen fehlen“[2]). Das ist nun ganz unrichtig. In vielen andern Zellen sind die zur Beurteilung der Dünnflüssigkeit des Plasmas nötigen schwereren Körperchen tatsächlich vorhanden und zwar in Form von Stärkekörnern, die, obgleich spezifisch schwerer als das umgebende Plasma, doch dem Zug der Schwerkraft nicht folgen, sondern regellos im plasmatischen Wandbelege verteilt sind. Das ist oft sogar in ein und demselben

1) L. Jost, Botan. Zeitung 1904, p. 280.

2) Fitting, a. a. O., p. 389.

Stengelorgane, in ein und derselben Wurzelspitze der Fall. Es ist zB. eine nicht seltene Erscheinung, daß in der geotropisch krümmungsfähigen Region eines wachsenden Stengels das Mark „unbewegliche", regellos verteilte Stärkekörner enthält, während die Stärkescheide bewegliche Statolithenstärke aufweist. Dabei können die ersteren sogar größer sein, als die letzteren; trotz des relativ geringeren Reibungswiderstandes sinken sie nicht hinunter. Besonders schön läßt sich dies an Keimpflanzen beobachten, zB. im Hypokotyl von *Phaseolus vulgaris,* im Epikotyl von *Ph. multiflorus.* In einem 2,5 cm langen Hypokotyl von *Soja hispida* enthielten die inneren Rindenschichten und das Markgewebe reichlich Stärkekörner, von denen die des Markes bedeutend größer waren, als die der Stärkescheide. Sie waren zusammengesetzt und besaßen eine rundliche Gestalt; ihr Durchmesser betrug 7—9 μ, wogegen der der gleichgestalteten Statolithenstärkekörner in der Stärkescheide nur 5—7 μ betrug. Trotzdem waren die ersteren ganz regellos über sämtliche Zellwände verteilt, während die letzteren ausnahmslos den unteren Zellwänden auflagen. Diese Beispiele ließen sich leicht vermehren. Übrigens habe ich bereits in meiner ersten Mitteilung[1]) ausdrücklich darauf aufmerksam gemacht, daß bei *Tradescantia virginica* in den geotropischen Stengelknoten, wenn sie im Frühjahr untersucht werden, die Stärkekörner der Rinde und des Markes regellos, die der Stärkescheide einseitig gelagert sind.

Es ist natürlich kein Argument gegen die Bedeutung der Umlagerungsfähigkeit der Stärkekörner in den Wurzelhauben und Stärkescheiden für den Perzeptionsvorgang, wenn zuweilen auch in Speichergeweben die großen Stärkekörner, dem Zug der Schwere folgend, sich auf den unteren Zellwänden ansammeln. Von Jost[2]) wird dies für die junge Kartoffelknolle angegeben, und auch Jenčič[3]) hat derartiges gefunden. Ich selbst habe heuer Ende Mai eine vor- und eine diesjährige Kartoffel daraufhin untersucht. Die beiden Kartoffeln wurden erst 24 Stunden lang ruhig liegen gelassen und dann in Alkohol fixiert. Das Ergebnis war für beide Exemplare dasselbe. In den tieferen Lagen des Speichergewebes waren die Zellen mit großen und kleinen Stärkekörnern so vollgepfropft, daß

1) Über die Perzeption des geotropischen Reizes. Ber. d. Deutsch. botan. Ges., 1900, p. 264.

2) L. Jost, Botan. Zeitung 1904, p. 282.

3) Österreich. bot. Zeitschrift, 1905, p. 96.

eine einseitige Ansammlung ausgeschlossen war. In den unter dem Periderm befindlichen äußeren Schichten des Speichergewebes dagegen waren die weniger zahlreichen und durchschnittlich auch kleineren Stärkekörner häufig, aber nicht immer, den unteren Zellwänden angelagert. Dabei machte sich aber gegenüber der Lagerungsweise der Statolithenstärke in den Wurzelhauben und Stärkescheiden doch ein beachtenswerter Unterschied geltend. Während sich in letzteren die Stärke stets gleichmäßig auf den betreffenden Zellwänden ausbreitet, war sie im Parenchym der Kartoffel häufig zu Haufen zusammengeballt, in denen gewöhnlich der Zellkern steckte; so waren beträchtliche Flächenteile der unteren Zellwände stärkefrei, obgleich genug Stärke vorhanden war, um, wie in den Statocysten, die unteren Zellwände in ihrer ganzen Ausdehnung zu bedecken. — In den schon teilweise entleerten Kotyledonen eines Keimlings von *Phaseolus vulgaris* fand ich die vielfach noch ganz intakten großen Stärkekörner in den plasmareichen Speicherzellen nach mehrstündiger Horizontallage der Blätter ganz unregelmäßig verteilt, von einer einseitigen Ansammlung war nichts zu bemerken.

Anderseits folgen die Statolithenstärkekörner auch dann noch sehr prompt dem Zuge der Schwerkraft, wenn sie infolge andauernden Hungerns der Pflanze schon sehr klein geworden sind. Ich habe das an verdunkelten, etiolierten Keimlingen häufig beobachtet.

Wir wissen also, entgegen der Ansicht Fittings, sehr wohl, daß im allgemeinen nur in den Zellen der Stärkescheide resp. der sie vertretenden Zellkomplexe, der Kolumella der Wurzelhaube und in der Spitze der Keimblattscheide der Gräser die Stärkekörner in sehr präziser Weise sich auf den unteren Zellwänden ansammeln und schon bei geringer Abweichung von der geotropischen Gleichgewichtslage entsprechend verlagert werden. Die besondere Dünnflüssigkeit des Plasmas ist jedenfalls die wichtigste Voraussetzung für diese leichte Beweglichkeit der Stärkekörner. Möglicherweise ist auch, wie ich schon früher[1]) erwähnt habe, das spezifische Gewicht der Körner infolge reichlicherer mineralischer Einlagerungen ein größeres, als das gewöhnlicher Stärkekörner. Auch daran wäre zu denken, daß die geringe Beweglichkeit der letzteren zum Teil auf dem Vorhandensein besonderer Strukturen im Plasma beruht, welche die Stärkekörner, beziehungsweise die Chloroplasten

1) Ber. d. Deutsch. botan. Ges. 1900, p. 266.

und Leukoplasten, in denen sie eingeschlossen sind, in der Zelle mehr oder minder fixieren[1]). Diese Strukturen würden dann in den Statocysten fehlen. Dem sei nun, wie ihm wolle; so viel ist jedenfalls sicher, daß die auffallende Leichtbeweglichkeit der Stärkekörner in den von mir und Němec als geotropische Perzeptionsorgane angesprochenen Zellkomplexen besondere Einrichtungen voraussetzt, die jene Leichtbeweglichkeit ermöglichen. Und damit wird zugleich nahegelegt, daß letztere eine besondere physiologische Bedeutung hat.

Mag die Reizung der sensiblen Plasmastrukturen, die im wandständigen Plasmabeleg ihren Sitz haben, durch was immer für welche feste Körperchen bewirkt werden, die auf jenen Strukturen lasten und sie deformieren, so wird doch in allen Fällen die Reizung eine stärkere und die Intensität der Gesamterregung eine größere sein, wenn die Anzahl der drückenden Körperchen eine größere ist; das wird sich durch Abkürzung der Präsentations- und der Reaktionszeit äußern, eventuell auch durch einen rascheren Verlauf der Krümmungsbewegung, — vorausgesetzt natürlich, daß nicht schon bei einer geringeren Erregungsintensität, resp. bei einer geringeren Anzahl der drückenden Körperchen das Maximum der Reaktion, die „Reaktionshöhe“ (Fitting) erreicht wird.

Wenn die drückenden Körperchen Stärkekörner sind — und nur diese können bei den höheren Pflanzen ihrer allgemeinen Verbreitung halber in erster Linie in Betracht kommen — so muß also die Erreichung der geotropischen Gleichgewichtslage beschleunigt werden, wenn eine größere Anzahl von Stärkekörnern auf die reizempfindlichen Plasmahäute drückt. Dies könnte nun, wenn die Stärkekörner nicht oder nur schwer beweglich wären, dadurch erreicht werden, daß von vornherein sämtliche Wände der den Schwerkraftreiz perzipierenden Zellen mit einer größeren Anzahl von Stärkekörnern bedeckt würden. Das betreffende Organ könnte dann in jeder beliebigen Richtung aus seiner Gleichgewichtslage herausgebracht werden, es würden doch stets die physikalisch unteren Wände resp. ihre Plasmahäute von einer größeren Anzahl von Stärkekörnern gedrückt und so die ökologisch vorteilhafte „Reaktionshöhe“ erreicht werden.

1) Vgl. Fr. Noll, Beobachtungen und Betrachtungen über embryonale Substanz (Biol. Centralbl. 1903, p. 335, Anm. 4). Noll deutet hier die Möglichkeit an, daß die Chromatophoren einem besonderen Stroma innerhalb des Cytoplasmas eingebettet sein könnten.



Dieser einfachere Typus eines geotropischen Perzeptionsorgans, der gewiß bei manchen Pflanzen realisiert sein dürfte, ist zunächst deshalb weniger vollkommen, weil er mit dem Prinzip der Materialersparung in Konflikt gerät. Die große Mehrzahl der nicht beweglichen Stärkekörner eines solchen Perzeptionsorgans würde gewissermaßen nur Reservestatolithen vorstellen, die unter normalen Verhältnissen gar nicht zur Funktion gelangen würden. In wachsenden Pflanzenteilen stellt aber die Stärke ein zu wertvolles Baumaterial vor, als daß es nicht für die Pflanze von Vorteil wäre, die Menge der Statolithenstärke möglichst einzuschränken, ohne die Schnelligkeit und Intensität der geotropischen Reaktion zu beeinträchtigen. Das wird aber dadurch möglich, daß die Stärkekörner „beweglich" werden und so voll ausgenützt werden können. Eine kleinere Anzahl von Stärkekörnern leistet jetzt dasselbe, ja, wie wir gleich sehen werden, noch mehr, als eine viel größere Anzahl unbeweglicher, auf alle Zellwände verteilter Stärkekörner.

Ein zweiter Vorteil, den das Auftreten beweglicher Stärkekörner in den Statocysten gewährt, liegt darin, daß in der geotropischen Gleichgewichtslage die Plasmahäute jener Wandungsteile, die parallel zur Richtung der Schwerkraftwirkung orientiert sind, von Stärkekörnern entblößt bleiben. Wäre dies nicht der Fall, so würden bei den fortwährenden oder doch überaus häufigen Erschütterungen, denen die oberirdischen Stengelteile durch Windstöße usw., die Wurzeln infolge ihrer Wachstumsbewegungen im Erdreich, ausgesetzt sind, die oben erwähnten Plasmahäute in einen sich stets erneuernden Reizzustand versetzt werden, da die ihnen anliegenden Stärkekörner immer wieder in sie hineingepreßt würden. Es liegt nahe anzunehmen, daß die Sensibilität der Plasmahäute dadurch ungünstig beeinflußt werden könnte, abgesehen davon, daß es für die Pflanze vorteilhaft sein muß, nutzlose Erregungszustände zu vermeiden[1]), die Reaktionen einleiten könnten, welche dann doch wieder rückgängig gemacht werden müßten. — Die

1) Meine Annahme, daß in der geotropischen Gleichgewichtslage des Organs die Plasmahäute der physikalisch unteren Querwände der Statocysten für den Druck der Stärkekörner unempfindlich seien, ist beanstandet worden (vgl. Fitting, Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXVIII, p. 623). Dabei wurde aber übersehen, daß, wenn selbst diese Plasmahäute anfänglich sensibel sein sollten, ihre Empfindlichkeit infolge der anhaltenden Belastung bald bis zur vollständigen Unempfindlichkeit abgestumpft werden müßte.

Beweglichkeit der Stärkekörner, die in der Gleichgewichtslage des Organs sämtlich auf den physikalisch unteren Zellwänden angesammelt sind, sichert also in dieser Lage das Ausbleiben jeglicher Reizung derjenigen Plasmahäute, deren Sensibilität bei der Auslösung einer geotropischen Krümmung in Anspruch genommen wird.

Ein dritter Vorteil der Beweglichkeit der Stärkekörner ergibt sich daraus, daß bei dem allmählichen Hinüberwandern der Stärkekörner von einer Wand auf die andere, wenn das Organ aus der Gleichgewichtslage herausgebracht wird, eine allmähliche Zunahme der Reizintensität stattfindet, wodurch die Abschwächung der Sensibilität wieder ausgeglichen wird. Die Folge davon ist eine Abkürzung der Reaktionszeit. Auf diesen Punkt ist bereits im vorigen Abschnitt ausführlicher eingegangen worden.

Einen wichtigen Vorteil der leichten Beweglichkeit der Statolithenstärkekörner erblicke ich endlich darin, daß dadurch ihre Unabhängigkeit von der Lage des Zellkerns gewahrt wird. Auch die Statolithenstärkekörner sind ja stets in Leukoplasten oder blasse Chloroplasten eingeschlossen, die Chromatophoren aber, in denen sich Assimilationsprodukte in Stärke umwandeln, sind bekanntlich ungemein häufig um den Zellkern herum angehäuft[1]). Diese Ansammlung beruht in erster Linie auf inneren Ursachen, kann aber auch durch äußere Einflüsse, wie niedere Temperatur, hervorgerufen oder begünstigt werden. Eine Voraussetzung für die dauernde Anhäufung der Stärkekörner um den Zellkern herum ist aber eine gewisse Zähflüssigkeit des Cytoplasmas, infolgedessen die Reibungswiderstände so groß werden, daß die Stärkekörner nicht mehr dem Zug der Schwerkraft folgen können. Mit Rücksicht auf die Lage des Zellkerns in den Statocysten wären aber die um diesen herum angesammelten und hier festgehaltenen Stärkekörner häufig gar nicht imstande, als Statolithen zu fungieren. Denn der Zellkern ist nach Němecs und meinen Beobachtungen in der Columella der Wurzelhaube, sowie auch in Stärkescheiden sehr häufig den oberen Zellwänden der Statocysten angelagert, seltener den unteren Wänden. In einem aus der geotropischen Gleichgewichtslage herausgebrachten Organe würde also, wenn die Stärkeansammlung um den Zellkern sich streng auf die obere oder untere Querwand beschränkte, die Geoperzeption ganz unmöglich,

1) Vgl. A. F. W. Schimper, Untersuchungen über die Chlorophyllkörner usw. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XVI, p. 206.



jedenfalls aber sehr erschwert sein. Fungieren die Stärkekörner wirklich als Statolithen, dann ist demnach ihre Unabhängigkeit von der Lage des Zellkerns eine sehr wichtige Voraussetzung für diese Funktion. Diese Unabhängigkeit wird aber durch ihre Leichtbeweglichkeit, beziehungsweise durch die Dünnflüssigkeit des Protoplasmas gewährleistet.

Ich habe bereits in einer früheren Mitteilung[1]) einen Versuch besprochen, dessen Ergebnis ein experimenteller Beweis für die Richtigkeit des vorstehend gesagten ist. Bei Stengeln von *Ruta graveolens,* deren Stärkescheiden im Winter durch niedere Temperaturen entstärkt worden waren, reichte die bloße Regeneration der Stärkekörner im warmen Laboratorium nicht hin, um den erloschenen Geotropismus wieder in Aktion treten zu lassen. Solange die Stärkekörner in der Stärkescheide noch unbeweglich und um den regellos gelagerten Zellkern zusammengeballt waren, stellten sich noch keine geotropischen Krümmungen ein. Dieselben traten erst am 5. Tage auf, als sich die Stärkekörner vom Zellkern losgelöst und auf den physikalisch unteren Zellwänden angesammelt hatten.

Ich will nicht behaupten, daß im vorstehenden die Vorteile, die mit der Beweglichkeit und einseitigen Ansammlung der Stärkekörner für die Geoperzeption verknüpft sind, bereits in erschöpfender Weise aufgezählt wurden. Vielleicht werden andere Vorteile erst später, auf Grund neuer Untersuchungen, festgestellt werden. Daß aber solche Vorteile vorhanden sein müssen, geht für mich in zwingender Weise schon aus der Tatsache hervor, daß überall dort, wo in der höher entwickelten Pflanze Statolithenapparate zu erwarten sind, auch auffallend leicht bewegliche Stärkekörner auftreten. Ich kann mich nicht dabei beruhigen, daß dies ein bloßer „Zufall“ sei.

Die von Jost und Fitting so sehr betonte Tatsache, daß auch bei den Versuchen mit kleinen Zentrifugalkräften, bei der Rotation am Klinostaten mit schräggestellter Achse und überhaupt bei allen Rotationsversuchen, die eine längere Dauer der einseitigen Schwerewirkung ausschließen und eine Ansammlung der Stärkekörner unmöglich machen, trotzdem eine erfolgreiche, zur Krümmung führende Perzeption stattfinden kann, — diese Tatsache

1) G. Haberlandt, Zur Statolithentheorie des Geotropismus. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXVIII, p. 480.

steht mit der von mir und Němec vertretenen Annahme betreffs der Bedeutung der leichten Beweglichkeit der Statolithenstärke nur scheinbar in Widerspruch. Jost und Fitting haben eben übersehen, daß bei ihren Rotationsversuchen, wobei die geotropisch empfindlichen Pflanzenteile der normalen, d. h. andauernd einseitigen Schwerewirkung entzogen waren, infolge der ganz neuen, ungewohnten Verhältnisse möglicherweise ein Stimmungswechsel eingetreten ist. Die Sensibilität des geotropischen Perzeptionsapparates kann während der Rotation so sehr gesteigert sein, daß jetzt schon ein Bruchteil der gesamten Statolithenstärke für eine „in verhältnismäßig kurzer Zeit erfolgende Geoperzeption“[1]) ausreicht. Diese Möglichkeit ist jedenfalls nicht abzustreiten; sie reicht vollkommen hin, um allen Einwänden, die aus den Ergebnissen der oben erwähnten Rotationsversuche abgeleitet wurden, von vornherein die Spitze abzubrechen.

Übrigens haben sich bei den Fittingschen Rotationsversuchen die rotierenden Pflanzen durchaus nicht immer ebenso rasch geotropisch gekrümmt, wie die ruhig in horizontaler Lage aufgestellten Kontrollpflanzen. Bei den a. a. O. p. 249—252 mitgeteilten 12 Versuchen, wobei die Umdrehungszeit der schrägen Klinostatenachse 14 Minuten betrug, trat in 6 Fällen[2]) die Krümmung der ruhigen Pflanzen früher ein, als die der rotierenden. In diesen Fällen ist das Versuchsergebnis nach der Statolithentheorie ohne weiteres verständlich. Schon bei dieser Gelegenheit sei auch bemerkt, daß die horizontale Lage, bei der sämtliche Statolithenstärkekörner auf die physikalisch unteren Zellwände hinüberwandern, vom Standpunkt der Statolithentheorie aus von vornherein als die optimale geotropische Reizlage parallelotroper Organe anzusehen ist. Daß es hierbei aber nicht nur auf die Zahl der drückenden Stärkekörner ankommt, wird im nächsten Abschnitt gezeigt werden. —

Als Endergebnis der vorstehenden Auseinandersetzungen läßt sich also der Satz aufstellen, daß die Beweglichkeit und einseitige Ansammlung der Statolithenstärke zwar keine unbedingt nötige Voraussetzung für die Geoperzeption ist, daß sie aber den Perzeptionsvorgang günstig beeinflußt und das Kennzeichen einer höheren

---

1) Fitting, a. a. O., p. 387.

2) Epikotyle von *Phaseolus multiflorus*, Hypokotyle von *Cucurbita Pepo*, Wurzeln von *Vicia faba*, *Phaseolus multiflorus*, *Pisum sativum*.

Ausbildungsstufe des Statolithenapparates ist. Fitting hat ganz recht, wenn er sagt, daß es „künftighin keinen Zweck mehr hat, nach unbeweglichen Stärkekörnchen zu suchen, um die Hypothese zu widerlegen“[1]). Er schießt aber über das Ziel hinaus, wenn er die Abbildung von einseitig angesammelten Stärkekörnern in Lehrbüchern und Spezialarbeiten als „völlig zwecklos“ bezeichnet. Solche Abbildungen werden nach wie vor am Platze sein, wenn es sich um die bildliche Darstellung typisch ausgebildeter Sinnesorgane für den Schwerkraftreiz handelt.

IV. Die optimale Reizlage[2]).

Nach Czapek sollte bekanntlich die optimale geotropische Reizlage parallelotroper Organe in einer um 135° von der Gleichgewichtslage abweichenden Schrägstellung bestehen. Demgegenüber hat Fitting den definitiven Nachweis geliefert, daß die optimale Lage, wie schon Sachs angenommen und Fr. Darwin und Miß Bateson aus den Ergebnissen ihrer daraufhin gerichteten Versuche abgeleitet hatten, nicht die oben erwähnte Schrägstellung, sondern die Horizontallage ist. Fittings Versuchsmethode bestand hauptsächlich in der abwechselnden Reizung von zwei einander gegenüberliegenden Seiten des Organs, wobei die Kombination der Horizontal- mit der Schrägstellung am intermittierenden Klinostaten, sowie durch Klinostatendrehung an schräg gestellter Achse erzielt wurde. Auch Noll hat in einer vor kurzem erschienenen Mitteilung[3]) Versuche besprochen, bei denen er die Methode der „intermittierenden Gegenreizung“ angewandt hat. Doch wurden die Versuchsobjekte nicht am Klinostaten, sondern mitsamt der dunklen Trommel, in der sie gewachsen waren, durch Drehung nach rechts und links in die wechselnden Reizlagen gebracht. Diese einfachere Methode hat auch schon Fitting im Anschluß an Czapek zu einigen orientierenden Versuchen benützt[4]). Noll

1) a. a. O., p. 389.

2) Dieser Abschnitt ist mit freundlicher Einwilligung der Redaktion erst während des Druckes eingeschaltet worden, um den kürzlich veröffentlichten Angriff Nolls gegen die Stärkestatolithentheorie gleichzeitig mit den übrigen Einwänden, die in dieser Arbeit besprochen werden, abweisen zu können.

3) Fr. Noll, Kritische Versuche zur Stärke-Statolithenhypothese. Sitzungsber. der Niederrhein. Gesellsch. f. Natur- und Heilkunde zu Bonn, 16. Jan. 1905.

4) a. a. O., p. 262.

fand dasselbe wie Fitting: die Keimlinge hatten sich immer so gekrümmt, „als ob sie allein in der horizontalen Lage gereizt worden wären“.

Daß die optimale Reizlage parallelotroper Organe die horizontale ist, steht mit der Stärkestatolithentheorie in vollem Einklang. Denn in dieser Lage sind sämtliche Stärkekörner, die früher auf den unteren Querwänden der Statocysten lagerten, nach Ablauf der Wanderzeit[1]) auf die nunmehr unteren Längswände hinübergerückt und haben sich auf diesen mehr minder gleichmäßig verteilt. Der ganze Statolithenapparat drückt also jetzt auf die reizempfindliche Plasmahaut. Wenn dagegen das Organ um 135° aus seiner vertikalen Gleichgewichtslage herausgebracht worden ist, so gleiten die Stärkekörner von den Querwänden an den jetzt schrägen Längswänden herunter und sammeln sich in den Winkeln zwischen den Längswänden und den früher physikalisch oberen, jetzt unteren Querwänden an. Nur ein Teil der Statolithen drückt jetzt auf die Plasmahäute der Längswände, der andere Teil drückt auf die früher oberen Querwände, deren Plasmahäute höchst wahrscheinlich unempfindlich sind[2]). Analoge Verhältnisse stellen sich natürlich auch ein, wenn die schräg gestellte Organachse mit der Vertikalen einen andern stumpfen oder auch spitzen Winkel bildet. Immer ist es, je nach dem Grade der Ablenkung, nur ein kleinerer oder größerer Teil des gesamten Statolithenapparates, der auf die entsprechende Längswand der Statocyste drückt, und zwar nicht in gleichmäßiger Verteilung, sondern nur in einer bestimmten Zone. Der andere Teil drückt auf die obere, resp. untere Querwand und kommt als Reizvermittler nicht in Betracht. Nach der Statolithentheorie erfahren also die empfindlichen Plasmahäute der Längswände in der Horizontallage schon deshalb die stärkste Reizung, weil sie von allen als Statolithen fungierenden Stärkekörnern gedrückt werden.

Es ist übrigens kaum anzunehmen, daß es sich bei der Reizung in der Horizontallage und in der Schrägstellung nur um derartige, von der Zahl der drückenden Stärkekörner abhängige Unterschiede handle. Man muß vielmehr schon von vornherein als wahrscheinlich bezeichnen, daß es für die Intensität der Reizung nicht gleichgültig

---

1) Vgl. G. Haberlandt, Zur Statolithentheorie des Geotropismus. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXVIII, p. 487 ff.

2) Vgl. G. Haberlandt, a. a. O., p. 464, 465.

ist, ob die Stärkekörner schräg oder senkrecht auf die Längswände drücken. Schon Sachs hat bekanntlich angenommen, daß nur die auf die Längsachse des Organs rechtwinklige Komponente der Schwerkraft als wirksam in Betracht kommt. Die Statolithentheorie würde dies mit den Worten ausdrücken: Die reizbaren Plasmahäute der Längswände besitzen eine solche Struktur, daß die stärksten Deformationen dann eintreten, wenn die Stärkekörner senkrecht auf die Längswände drücken; bei schräger Druckrichtung kommt ausschließlich oder hauptsächlich die rechtwinklige Komponente zur Geltung. Die von Fitting festgestellte Tatsache, „daß die geotropischen Erregungen sich annähernd verhalten wie die Sinus der Ablenkungswinkel", spricht jedenfalls zugunsten dieser Annahme, wenn sie auch nicht beweisend ist. Unter allen Umständen wird man aber bei Experimenten, die nach der Methode der „intermittierenden Gegenreizung" angestellt werden, mit der Möglichkeit, ja Wahrscheinlichkeit zu rechnen haben, daß bei horizontaler Stellung des parallelotropen Organs eine bestimmte Anzahl von drückenden Stärkekörnern eine stärkere Reizung zur Folge hat, als bei schräger Stellung; ja daß sogar eine geringere Anzahl von Stärkekörnern rechtwinklig drückend stärker reizt, als eine größere Anzahl, die schräg drückt. Die Ergebnisse der weiter unten mitgeteilten Versuche bestätigen die Richtigkeit dieser Auffassung.

Fitting hat die Frage aufgeworfen, ob die Reizzustände, „die in verschiedenen Ablenkungswinkeln geschaffen werden", nur quantitativ oder auch qualitativ verschieden sind; er ist geneigt, sie in letzterem Sinne zu beantworten. Die Statolithentheorie begünstigt diese Annahme, soweit es sich wenigstens um Reizzustände handelt, die in der Horizontallage einerseits, in der Schrägstellung anderseits bewirkt werden. Denn die Tatsache, daß bei horizontaler Lage des Organs die Verteilung der Statolithenstärke auf den Wänden der Statocysten eine ganz andere ist, als bei schräger Stellung, daß bei ersterer die Stärkekörner sich über die ganze untere Längswand zerstreuen, bei letzterer aber in der Nähe der unteren Querwände verbleiben, beziehungsweise sich ansammeln, anhäufen und teilweise auf sie übertreten — dieser Unterschied der Verteilung wäre allein schon hinreichend, um einen qualitativen Unterschied der Reizzustände plausibel zu machen. Dazu kommt dann noch die Verschiedenheit der Druckrichtung bei horizontaler und schräger Stellung, die nicht nur einen quantitativen Unterschied

(im Sinne von Sachs), sondern nebenher auch einen qualitativen zur Folge haben kann. Denn der Deformationsvorgang im reizbaren Plasma verläuft bei schräger Druckrichtung jedenfalls etwas anders als bei senkrechter.

Bei seinen Versuchen über die optimale Reizlage hat Noll auch auf die Lagerungsverhältnisse der Statolithenstärke geachtet und glaubt gefunden zu haben, daß dieselben mit der Stärkestatolithentheorie in vollem Widerspruche stehen.

Er geht bei seinen Betrachtungen von dem „Modell" einer Statocyste aus, das aus „einem gewöhnlichen Einmachglas, mit einer dünnen Schicht von Rübsamen gefüllt und oben verschlossen", besteht. Aus der Beobachtungstatsache, daß bei einer Neigung des Zylinders um etwa 45° unter die Horizontale weit mehr Körnchen auf die Längswand fallen als bei der Neigung bis in die Horizontale, glaubt Noll folgern zu sollen, daß bei einer trägeren Beweglichkeit der Körnchen und bei abwechselnder Lagerung des Glaszylinders nach links in die Horizontale und nach rechts schräg abwärts, mit der Zeit eine Ansammlung der Körner vornehmlich oder ausschließlich auf der rechten Flanke zustande kommen müßte.

Noll überträgt nun diese Folgerung auf seine Versuchspflanzen (Keimlinge von *Phleum pratense*, *Phalaris canariensis*, *Holcus lanatus*, *Lepidium officinale (?)*[1]) und *Helianthus annuus*), die er der „intermittierenden Gegenreizung" unterworfen hatte und findet nach eingetretener geotropischer Krümmung im Sinne der Horizontalen „die ganze Stärkemenge in den Zellen nach der konkaven Seite des Organs hin verlagert", also gerade in entgegengesetzter Stellung von derjenigen, wie sie die Stärkestatolithentheorie fordert. Noll glaubt damit diese Theorie definitiv widerlegt zu haben.

Sehen wir nun zu, was es mit dieser von ihrem Urheber mit so großer Sicherheit vorgetragenen Widerlegung für eine Bewandtnis hat.

Zunächst soll angenommen werden, daß Nolls Modell einer Statocyste nichts zu wünschen übrig lasse, und daß auch die mitgeteilten Beobachtungen über die Art der Stärkeverlagerung in den Versuchspflanzen richtig seien. Nun kommt es aber gar nicht darauf

---

1) Ein „*Lepidium officinale*" gibt es meines Wissens nicht. Offenbar liegt ein Schreibfehler vor und ist *Lep. sativum* gemeint.

an, wie die Statolithen „in eben sich krümmenden, wie in stärker gekrümmten Keimlingen“ gelagert sind, sondern darauf, wo sie während der geotropischen Präsentationszeit[1]) liegen. Noll hat dies offenbar selbst geahnt, denn gegen den Schluß seiner kurzen Mitteilung zu bespricht er zwei Versuche, in denen die Versuchspflanzen noch vor Eintritt der geotropischen Krümmung in bezug auf die Lagerungsverhältnisse der Stärkekörner untersucht wurden. Die Einzelreizung währte bei einem Versuche 2 1/2, beim andern 5 Minuten. Bei ersterem „war die Stärke zunächst meist mehr oder weniger unregelmäßig verteilt“, bei letzterem „bevorzugte sie sichtlich schon die später konkav werdende Flanke“, um bei Eintritt der Krümmung ganz auf diese überzugehen. Noll muß also zugeben, daß in den Anfangsstadien[2]) der geotropischen Reizung auch auf den in der Horizontallage unteren Längswänden wenigstens ein Teil der gesamten Stärkemenge lastet. Mehr fordert aber die Statolithentheorie nicht[3]).

Wenn also Nolls neuester Einwand schon auf Grund seiner eigenen Angaben widerlegt werden kann, so fällt diese Widerlegung noch viel gründlicher aus, wenn man eine Nachuntersuchung vornimmt. Die Angaben Nolls über die so auffallende Verlagerung der Stärkekörner bei intermittierender Gegenreizung sind nämlich unrichtig. Von einer Verlagerung der ganzen Stärkemenge nach der konkaven Seite des sich krümmenden Organs hin ist nichts zu sehen.

Bevor ich auf meine eigenen Beobachtungen näher eingehe, sollte ich eigentlich das Nollsche Statocystenmodell einer kritischen Besprechung unterwerfen. Doch wird man mir wohl auch ohne eingehende Darlegungen zustimmen, wenn ich meine, daß das Einmachglas mit den Rübsamen doch ein gar zu primitives Modell ist, das in mehreren entscheidenden Punkten von einer natürlichen Statocyste zu sehr abweicht; ein auch nur halbwegs sicherer Rückschluß von der Verlagerungsweise der Rübsamen auf die der Stärkekörner ist ganz unmöglich. In der Tat ist die Lagerungsweise der Stärkekörner bei der intermittierenden Gegenreizung eine ganz andere, als Noll sie auf Grund des Verhaltens seines Modells voraussagte und dann tatsächlich beobachtet zu haben glaubte.

1) Betreffs der Präsentationszeit bei intermittierender Reizung vgl. p. 322.

2) Wie lange diese Anfangsstadien der Reizung dauerten, wird nicht gesagt; wahrscheinlich wenigstens ebenso lange, als die Präsentationszeit.

3) Vgl. damit das oben auf p. 337 gesagte.

Will man ein einigermaßen brauchbares Modell herstellen, so darf man erstens kein zylindrisches Gefäß benützen, denn die Statocysten sind im allgemeinen von prismatischer Gestalt, und zweitens muß man ein Analogon des plasmatischen Wandbelegs herstellen, etwa in Form einer dünnen Schicht von dickflüssigem Gummi arabicum, in welcher Glasperlen oder Schrotkörner als Statolithen längs der Wandungen langsam dahingleiten können. Solche Modelle liefern schon bessere Bilder der tatsächlichen Stärkeverlagerungen in den pflanzlichen Statocysten, doch geben auch sie noch zu manchen Täuschungen Anlaß. Ich verzichte daher auf die Mitteilung der Beobachtungen, die ich an ihnen angestellt habe und gehe sofort zur Besprechung meiner Versuche mit Keimpflanzen über.

Als Versuchsobjekte wurden in kleinen Töpfen gezogene Keimlinge von *Phleum pratense*, *Holcus lanatus*, *Lepidium sativum*, *Helianthus annuus*, die auch Noll zu seinen Versuchen benutzt hat, ferner Keimpflanzen von *Vicia sativa* und *Phaseolus multiflorus* verwendet. Dieselben waren teils in einem Gewächshause mit Oberlicht, teils in der Dunkelkammer gewachsen; für die Stärkeverlagerungen war dieser Unterschied belanglos. Die intermittierende Gegenreizung wurde in der Weise durchgeführt, daß der Topf mit den Versuchspflanzen in einem Topfhalter festgeklemmt wurde, der sich an einem eisernen Stative in der Vertikalebene drehen und in jeder beliebigen Stellung fixieren ließ. Die Keimpflanzen wurden also abwechselnd in die Horizontalstellung und dann in entgegengesetzter Richtung in die Schrägabwärts-Stellung (135°) gebracht. Die jeweilige Reizungsdauer betrug wie in Nolls Versuchen meist 5 Minuten, die längste 10 Minuten.

Die mikroskopische Untersuchung wurde gewöhnlich nach 20—30 Minuten und dann nach eingetretener geotropischer Krümmung vorgenommen. Um alle Täuschungen bezüglich der Orientierung auszuschließen, wurden die Keimpflanzen zu Beginn der Versuche in der Horizontalstellung auf der oberen Flanke mit einem Längsstreifen aus chinesischer Tusche versehen. Die zu untersuchenden Graskeimlinge warf ich, um die Plasmakörper möglichst rasch zu fixieren, in kochenden Alkohol und untersuchte sie dann in Jodwasser. Von den übrigen Keimpflanzen wurden möglichst rasch Längsschnitte in der Vertikalebene angefertigt und gleichfalls in Jodwasser untersucht.

Die Ausführung der Versuche erfolgte in der ersten Septemberhälfte l. J. bei einer Temperatur von 20—24° C.

Bei der Darstellung der Versuchsergebnisse sollen zunächst einige Beispiele beschrieben und am Schlusse erst eine Erörterung des Gesamtresultates vorgenommen werden.

Phleum pratense. Beginn 9[20] Vorm. Dauer der Einzelreizungen 5 Minuten. Zuerst Horizontallage. Nach 20 Min., d. i. am Schluß der zweitmaligen Schrägstellung, sind die Stärkekörner in der Spitze der Keimblattscheide den apikalen Querwänden der Statocysten und den angrenzenden Partien der physikalisch unteren Längswände angelagert; häufig treten auch unregelmäßig zerstreute Stärkekörner auf. Nach 25 Min., d. i. am Schluß der drittmaligen Horizontalstellung, sind in der Keimblattspitze fast alle Stärkekörner auf die unteren Längswände, d. i. auf die bei der geotropischen Krümmung konvexe Seite, hinübergewandert.

Bei einem andern, um 10 Uhr Vorm. begonnenen Versuche — Dauer der Einzelreizungen 5 Min. — wurden die Keimlinge zuerst in die Schrägstellung gebracht. Nach der zweiten Horizontalstellung waren die apikalen Querwände und die angrenzenden Partien der physikalisch unteren Längswände mit Stärkekörnern bedeckt. Nach drittmaliger Schrägstellung lagen die Stärkekörner wieder an den apikalen Querwänden und an den angrenzenden Teilen der unteren Längswände. Viele Körner waren unregelmäßig zerstreut. Nach 40 Min. begann die geotropische Aufwärtskrümmung im Sinne der Horizontalen. Nach 1 Stunde waren die Lagerungsverhältnisse der Stärkekörner am Schlusse der letzten Horizontal- resp. Schrägstellung ungefähr dieselben, wie nach 20 resp. 25 Min. Von einer dauernden Ansammlung der gesamten Stärkemenge auf der Konkavseite war nichts zu sehen.

Holcus lanatus. Beginn 9[20] Vorm. Dauer der Einzelreizungen 5 Min. Zuerst Horizontallage. Am Schlusse der dritten Horizontallage liegt die Mehrzahl der Stärkekörner in der Spitze der Keimblattscheide auf den unteren Längswänden, viele sind zerstreut, manche liegen an den apikalen Querwänden. Nach dreimaliger Schrägstellung sind namentlich diese letzteren und die angrenzenden Partien der unteren Längswände von Stärkekörnern besetzt. Doch liegen auch den oberen Längswänden ziemlich zahlreiche Körner an. Nach 1 Stunde begann die geotropische Aufwärtskrümmung im Sinne der Horizontalen. Nach der letzten Horizontalstellung war wieder die große Mehrzahl der Stärkekörner auf den unteren Längswänden, d. i. auf der Konvexseite, und nicht auf der Konkav-

seite, wie Noll angibt, angesammelt. Nach der letzten Schrägstellung war die Verteilung ungefähr dieselbe, wie nach dreimaliger Schrägstellung.

Lepidium sativum. Beginn 9 ^{30} Vorm. Dauer der Einzelreizungen 5 Min. Zuerst Horizontallage. Nach 35 Min. begannen sich die Hypokotyle im Sinne der Horizontalen geotropisch zu krümmen. Nach 1 Stunde betrug der Erhebungswinkel 30—40°. Nun wurde die Stärkelagerung untersucht. Nach der letzten Schrägstellung waren die Stärkekörner in den Stärkescheiden ziemlich unregelmäßig verteilt; immerhin war eine Bevorzugung der unteren Längswände zu beobachten; auch den apikalen, nach unten gekehrten Querwänden lagen nicht selten Körner in größerer Anzahl auf. Nach der letzten Horizontalstellung waren die Körner im ganzen gleichfalls unregelmäßig verteilt; auf den unteren Längswänden, d. i. also auf der Konvexseite, lagen aber noch mehr Stärkekörner, als nach der Schrägstellung auf der Konkavseite.

Phaseolus multiflorus. Beginn 9 ^{15} Vorm. Dauer der Einzelreizungen 5 Min. Zuerst Horizontallage. Nach 45 Min. Beginn der geotropischen Krümmung der Epikotyle im Sinne der Horizontalen. Nach 1 Stunde betrug der Erhebungswinkel 20°. Die Stärkekörner waren jetzt, nach der letzten Schrägstellung, in den meisten Zellen der Stärkescheide auf die apikalen Querwände hinabgesunken und bedeckten zum Teil auch die angrenzenden Teile der unteren Längswände (Konkavseite der Krümmung); einzelne Körner waren unregelmäßig zerstreut. Nach der letzten Horizontalstellung waren fast sämtliche Stärkekörner den apikalen Querwänden und den angrenzenden Teilen der unteren Längswände (Konvexseite der Krümmung) angelagert. Den oberen Längswänden (Konkavseite) lagen nur spärliche Körner an.

Die Mitteilung dieser Beispiele dürfte genügen. Die Versuche wurden öfters wiederholt und ergaben stets dasselbe Resultat. Auch die mit *Vicia sativa* und *Helianthus annuus* angestellten Versuche fielen nicht anders aus.

Als allgemeines Ergebnis stellte sich also heraus, daß bei der „intermittierenden Gegenreizung“ für die Stärkelagerung in den Statocysten während der Präsentationszeit sowohl wie nach Beginn der geotropischen Krümmung die jeweilige letzte Stellung, Horizontalstellung oder Schrägabwärtsstellung, maßgebend ist. Immer liegt am Schluß der betreffenden Reizungsphase mindestens

ein Teil der vorhandenen Stärkekörner, in der Regel die Mehrzahl, den physikalisch unteren Längswänden an. Das gilt für die Horizontalstellung ebenso wie für die Schrägabwärtsstellung. Ein Teil der Körner bedeckt gewöhnlich die apikalen, in der Schrägstellung unteren Querwände, ein anderer ist zerstreut gelagert.

Nach dem, was wir über das Verhalten der „beweglichen" Stärkekörner und ihre „Wanderzeit" wissen, ist dieses Ergebnis selbstverständlich. Ein Zeitraum von 5 Minuten, bei manchen Pflanzen schon von 2—3 Minuten, ist hinreichend, um die Mehrzahl der Stärkekörner auf die unteren Zellwände sinken zu lassen. In der Schrägabwärtsstellung des Organs gleiten die Stärkekörner zum großen Teile in den apikalen, jetzt unteren Teil der Zelle hinab und bedecken hier die Querwand sowohl wie den angrenzenden Teil der unteren Längswand. Bringt man jetzt das Organ in entgegengesetzter Richtung in die Horizontallage, so gleiten die Körner längs der Wände herunter und bedecken nun wieder die apikalen Partien der unteren Längswand, zum Teil auch die benachbarte Querwand. Die nächste Schrägabwärtsstellung sorgt dafür, daß die Hauptmenge der Stärkekörner im apikalen, nach abwärts gekehrten Teil der Zelle verbleibt. So findet gewissermaßen ein Oszillieren des größeren Teils der vorhandenen Stärkemenge im apikalen Teile der Statocyste statt.

Die Statolithentheorie fordert nicht mehr, als daß bei der intermittierenden Gegenreizung wenigstens während der Präsentationszeit in der Horizontallage eine Anzahl von Stärkekörnern den unteren Längswänden aufliegt, da schließlich die geotropische Krümmung im Sinne der Horizontalen erfolgt. Diese Forderung wird tatsächlich erfüllt; ja selbst nach Eintritt der geotropischen Krümmung ist die Verteilung der Stärke noch immer dieselbe. Eine allmählich sich vollziehende und dann dauernde Ansammlung aller Stärkekörner auf der Konkavseite der Krümmung, wie Noll sie behauptet, findet niemals statt.

Da in der Horizontalstellung die Anzahl der den unteren Längswänden anliegenden Stärkekörner zumeist keine auffallend größere ist, als in der Schrägstellung, zuweilen sogar eine kleinere, so geht daraus hervor, daß, wie schon oben als wahrscheinlich bezeichnet wurde, die Horizontallage hauptsächlich wegen der zur Längsachse des Organs rechtwinkligen Druckrichtung der Stärkekörner die optimale geotropische Reizlage parallelotroper Organe ist.

Zum Schluß noch einige Worte über Nolls so sehr abweichende Beobachtungsresultate.

Noll hat bei seinen Untersuchungen über die Stärkeverteilung vor allem den wichtigen Umstand übersehen, daß es nicht gleichgültig ist, ob man am Schluß der einen oder der andern Phase, nach der Horizontal- oder Schrägstellung, die Untersuchung vornimmt. Aus seinen dürftigen Angaben geht wenigstens nicht hervor, daß er darauf Rücksicht genommen hat. Indem er die Beweglichkeit der Stärkekörner offenbar stark unterschätzte, ist ihm der Lagerungswechsel der Stärkekörner in den beiden wechselnden Stellungen vollständig entgangen. Das erklärt nun freilich seine unrichtigen Angaben nicht zur Genüge. Was für Umstände noch hinzugetreten sind, um die Täuschung zu vollenden, ist mir völlig unklar.

V. Zur Interpretation der Schüttelversuche.

Von dem Gedanken ausgehend, daß die Intensität der Reizung und dadurch auch die der Erregung durch ein rascheres und kräftigeres Eindringen der Stärkekörner in die sensiblen Plasmahäute gesteigert werden könnte, habe ich vor drei Jahren mit geotropischen Stengeln und Wurzeln eine Anzahl von Schüttelversuchen ausgeführt[1]). Als allgemeines Ergebnis stellte sich heraus, daß durch ein rasches Schütteln resp. Stoßen des Organs in der Vertikalebene, während sie selbst sich in der Horizontallage befinden, die Präsentations- und Reaktionszeit wesentlich abgekürzt werden kann. Ich schloß daraus, daß durch das Schütteln die Reizintensität gesteigert wird und erblickte darin eine Bestätigung meiner obenerwähnten Vermutung.

Auch Fr. Darwin[2]) hat mit den Keimlingen von *Sorghum*, *Setaria* und *Panicum* derartige Versuche angestellt. Er konstatierte gleichfalls eine sehr ansehnliche Verstärkung der geotropischen Krümmung, wenn die Versuchspflanzen während der Reizung in vertikaler Richtung geschüttelt wurden, und stellte ferner die sehr bemerkenswerte Tatsache fest, daß durch das Schütteln die heliotropische Reaktion keine nennenswerte Förderung erfährt.

---

1) G. Haberlandt, Zur Statolithentheorie des Geotropismus. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXVIII, p. 489 ff.

2) Francis Darwin, The statolith-theory of geotropism. Proc. of the R. Society, V. 71, p. 362 ff.

Fr. Darwin leitet daraus dieselbe Schlußfolgerung ab wie ich, daß nämlich durch das Schütteln die Reizintensität, „the gravitational stimulus", gesteigert wird; „the increased geotropism of the shaken specimens is due to the increased stimulus produced by the vibration of the starch grains on the protoplasm of the lateral walls of the cells."

Die Abkürzung der Präsentations- und der Reaktionszeit beim Schütteln in der horizontalen Reizlage kann von vornherein auf drei ganz verschiedenen Umständen beruhen: durch das Schütteln kann 1. die Reizintensität, 2. die geotropische Sensibilität und 3. das geotropische Reaktionsvermögen gesteigert werden. Natürlich sind auch Kombinationen dieser drei Möglichkeiten denkbar. Wenn ich als ernstlich in Betracht kommende Möglichkeit nur die Steigerung der Reizintensität ins Auge faßte, so geschah dies deshalb, weil ich auf Grund meiner Erfahrungen mit Keimwurzeln hinsichtlich der Sensibilität und des Reaktionsvermögens eher an eine ungünstige, chokartige Beeinflussung durch das Schütteln denken mußte.

Von Fitting[1]) wird nun meiner und Fr. Darwins Interpretation der Schüttelversuche das Bedenken entgegengehalten, „daß durch das Schütteln und Stoßen vielleicht nur das Reaktionsvermögen beeinflußt worden sein könnte, aber nicht die Erregung". Die Beobachtung Darwins, daß die heliotropische Reaktion durch das Schütteln keine Beeinflussung erfährt, läßt Fitting nicht als Argument zugunsten unserer Auffassung gelten, da die heliotropische und die geotropische Reaktionskette beim Übergange von den sensorischen zu den motorischen Vorgängen Verschiedenheiten aufweisen können.

Es waren also zur Entscheidung der aufgeworfenen Frage neue Versuche notwendig, die ich im Mai und Juni l. J. durchgeführt habe.

Wenn durch das Schütteln nicht die Reizintensität, sondern die Sensibilität oder das Reaktionsvermögen eine Steigerung erfährt, so muß sich dieser Einfluß in jeder beliebigen Lage des geotropischen Organs geltend machen. Es muß also auch dann eine Beschleunigung der geotropischen Krümmung eintreten, wenn die betreffenden Organe vor der Reizung in der geotropischen Gleichgewichtslage geschüttelt werden. Die Versuchsmethode war demnach die folgende: Die parallelotropen Organe, Stengeln und Wurzeln, wurden

1) a. a. O., p. 367.

vorerst in vertikaler Stellung geschüttelt und dann, zugleich mit den nicht geschüttelten Vergleichsobjekten, in horizontaler Lage ruhig aufgestellt. Hierauf wurde die Reaktionszeit bestimmt und der Verlauf der geotropischen Aufwärtskrümmung messend beobachtet. Gleichzeitig oder im Anschluß daran wurden in horizontaler Reizlage geschüttelte Vergleichsobjekte in gleicher Weise dem krümmenden Einfluß der Schwerkraft unterworfen[1]). Im übrigen war die Versuchsanstellung dieselbe, wie bei meinen früheren Versuchen. Ich benutzte denselben Schüttelapparat, diesmal in noch präziserer Ausführung, indem die Regulierung der Stoßhöhe mittels einer Stellschraube erfolgte. Zum Schütteln der Stengeln und Wurzeln in vertikaler Stellung wurde dem „Tische“ des Apparates eine Metallgabel eingesetzt, deren federnde Klemme die Glasröhre mit dem Versuchsobjekte vertikal festhielt und mit einer entsprechend angebrachten Führung versehen war, welche das Schütteln in genau vertikaler Richtung sicherte. Nach dem Schütteln kamen die Versuchsobjekte in horizontaler Lage in kleine Dunkelkammern, deren Luft möglichst feucht erhalten wurde. Die Temperatur betrug 19—23° C.

Als Versuchsobjekte dienten Infloreszenzachsen von *Capsella bursa pastoris* und *Rumex acetosa*, Blütenschäfte von *Taraxacum officinale*, Keimwurzeln von *Phaseolus multiflorus* und Keimblattscheiden von *Avena sativa*.

Capsella bursa pastoris. Die in größerer Anzahl angestellten Versuche ergaben, daß in vertikaler Stellung geschüttelte Infloreszenzachsen sich nicht rascher geotropisch aufwärts krümmten, als nicht geschüttelte; die in horizontaler Stellung geschüttelten dagegen hatten einen Vorsprung. — Nachstehend einige Beispiele:

Nr. 1. Zwei Infloreszenzachsen; Dauer des Schüttelns 5 Minuten; 12 Stöße per Sekunde.

	Krümmungswinkel nach			
	1/2 Std.	3/4 Std.	1 Std.	2 Std.
A. Vertikal geschüttelt[2])	—	15°	20°	38°
B. Nicht geschüttelt	—	13°	20°	38°

Nr. 2. Drei Infloreszenzachsen; Dauer des Schüttelns 6 Minuten; 10 Stöße per Sekunde.

1) Die Zeitangaben beziehen sich bei geschüttelten wie nicht geschüttelten Pflanzen natürlich immer auf den Zeitpunkt, in welchem die Horizontallegung erfolgte.

2) d. h. in vertikaler Stellung geschüttelt.

	Krümmungswinkel nach			
	½ Std.	¾ Std.	1 Std.	2 Std.
A. Vertikal geschüttelt	—	7°	10°	30°
B. Nicht geschüttelt	—	7°	10°	30°
C. „ „	—	schwach gekr.	7°	28°

Nr. 3. Zwei Infloreszenzachsen; Dauer des Schüttelns 5 Minuten; 12 Stöße per Sekunde.

	Krümmungswinkel nach			
	½ Std.	1 Std.	1½ Std.	2 Std.
A. Horizontal geschütt.[1])	—	30°	60°	80°
B. Nicht geschüttelt	—	15°	35°	50°

Nr. 4. Drei Infloreszenzachsen. Eine wurde zuerst 10 Minuten lang in horizontaler Lage ruhig exponiert, um die Stärkekörner auf die physikalisch unteren Zellwände der Stärkescheide hinüberwandern zu lassen, und dann wurde 5 Minuten lang geschüttelt; 15 Stöße per Sekunde.

	Krümmungswinkel nach			
	½ Std.	1 Std.	1½ Std.	2½ Std.
A. Horizont. geschütt.	schwach gekr.	33°	60°	70°
B. Nicht geschüttelt	—	8°	30°	45°
C. „ „	—	15°	40°	55°

Taraxacum officinale. Zu den Versuchen wurden gleichaltrige, eben abgeblühte Blütenschäfte mit geschlossenem Involucrum verwendet; dieselben wurden diesmal nicht dekapitiert. Da sich einzelne Schäfte, ohne daß ein Grund dafür angegeben werden könnte, hinsichtlich des Eintrittes der geotropischen Krümmung auffallend verspäten, so müssen die Versuche mit einer genügend großen Anzahl von Objekten ausgeführt werden. Beispiele:

Nr. 5. Fünf Blütenschäfte wurden gleichzeitig 6 Minuten lang in vertikaler Stellung geschüttelt; 15 Stöße per Sekunde. Dann kamen sie mit 8 nicht geschüttelten Vergleichsobjekten in horizontaler Stellung in die Dunkelkammer. Nach 45 Minuten war bereits in beiden Gruppen eine schwache Aufwärtskrümmung bemerkbar. Nach 3 Stunden wurden die Krümmungswinkel gemessen; sie betrugen:

bei den vertikal geschüttelten Sch. 57°, 87°, 70°, 36°, 65°,
im Durchschnitt 63°,

bei den nicht geschüttelten Sch. 83°, 57°, 40°, 35°, 54°, 79°, 72°, 78°,
im Durchschnitt 62°.

1) d. h. in horizontaler Stellung geschüttelt.

Nr. 6. Vier Blütenschäfte wurden gleichzeitig 6 Minuten lang in horizontaler Stellung geschüttelt; 15 Stöße per Sekunde. Dann kamen sie mit 4 nicht geschüttelten Vergleichsobjekten in horizontaler Stellung in die Dunkelkammer. Die Krümmungswinkel betrugen nach:

		1/2 Std.	1 Std.	1 1/2 Std.	2 Std.	3 Std.
Horiz. gesch.	A.	schwache Kr.	20°	40°	75°	90°
	B.	desgl.	10°	35°	45°	60°
	C.	10°	30°	60°	75°	90°
	D.	schwache Kr.	23°	50°	60°	80°
im Durchschnitt:		—	**21°**	**46°**	**64°**	**80°**
Nicht gesch.	A.	—	12°	40°	70°	90°
	B.	—	10°	20°	35°	60°
	C.	—	10°	45°	60°	90°
	D.	—	8°	30°	40°	60°
im Durchschnitt:		—	**10°**	**34°**	**51°**	**75°**

Hinsichtlich der Reaktionszeit (ca. 45 Min.) und des Verlaufes der geotropischen Krümmung war also zwischen den in vertikaler Stellung geschüttelten und den nicht geschüttelten Blütenschäften kein Unterschied bemerkbar. Dagegen betrug die Reaktionszeit der in horizontaler Stellung geschüttelten Schäfte bloß ca. 30 Min.; auch richteten sie sich dementsprechend rascher auf, obgleich sie, was zu erwarten war, gegen das Ende der Krümmung zu von den nicht geschüttelten Schäften nahezu eingeholt wurden.

Rumex acetosa. Mit den dekapitierten Infloreszenzachsen dieser Pflanze habe ich nur wenige Versuche angestellt, die aber dasselbe ergaben, wie die Versuche mit *Capsella* und *Taraxacum.* Nachstehend zwei Beispiele:

Nr. 7. Von zwei gleich alten Infloreszenzachsen wurde die eine 8 Minuten lang in vertikaler Stellung geschüttelt; 15 Stöße per Sekunde. Dann kamen beide in horizontaler Stellung in die Dunkelkammer. Der Krümmungswinkel betrug nach

	1 Std.	1 1/2 Std.	2 Std.	3 Std.	4 Std.
Vertikal gesch.	—	10°	15°	25°	50°
Nicht gesch.	—	10°	15°	25°	50°

Nr. 8. Von zwei gleich alten Infloreszenzachsen wurde die eine 8 Minuten lang in horizontaler Stellung geschüttelt; 15 Stöße

per Sek. Die andere befand sich inzwischen ruhig in gleicher Lage. Der Krümmungswinkel betrug nach

	1 Std.	1 1/2 Std.	2 Std.	3 Std.	4 Std.
Horiz. gesch.	—	10°	25°	45°	80°
Nicht gesch.	—	schwache Kr.	10°	20°	30°

Phaseolus multiflorus. Mit den Keimwurzeln dieser Pflanze wurden sehr zahlreiche Versuche angestellt. In jeder Versuchsreihe kamen natürlich möglichst gleichartig aussehende und gleich lange Wurzeln zur Verwendung. Die Länge der Wurzeln betrug 1,5—3 cm. Die Keimlinge wurden in feuchten Sägespänen erzogen und waren während des Schüttelns in der Regel in Sägespäne eingebettet, um die das Krümmungsvermögen beeinträchtigenden Oszillationen möglichst zu verhindern. Das Schütteln in horizontaler und vertikaler Stellung wurde stets gleichzeitig vorgenommen, was durch eine entsprechende Adjustierung des Tisches des Schüttelapparates ermöglicht wurde. Nach dem Schütteln kamen die auf Nadeln gespießten Keimlinge samt den nicht geschüttelten Vergleichsobjekten in die Dunkelkammer; die Wurzeln befanden sich hier in der horizontalen Reizlage.

Wenn das Schütteln nur 5—10 Minuten lang dauerte, die Anzahl der Stöße bloß 5 per Sekunde, und die Stoßhöhe nur Bruchteile eines Millimeters betrug (0,2—0,3 mm), dann trat die geotropische Krümmung der in horizontaler Stellung geschüttelten Wurzeln fast immer bedeutend früher ein, als die der vertikal und der nicht geschüttelten Wurzeln; zwischen den letzteren war in der Regel kein Unterschied bemerkbar; zuweilen blieben die vertikal geschüttelten etwas zurück. Nachstehend einige Beispiele:

Nr. 9. Je zwei Wurzeln wurden 10 Minuten lang horizontal und vertikal geschüttelt; 5 Stöße per Sekunde. Der Krümmungswinkel betrug nach

		1/2 Std.	1 Std.	1 1/2 Std.	2 Std.	2 1/2 Std
Horizont. gesch.	A.	schw. Kr.	15°	20°	25°	30°
	B.	10°	25°	35°	40°	45°
Vertikal gesch.	A.	—	—	schw. Kr.	10°	20°
	B.	—	—	schw. Kr.	10°	15°
Nicht gesch.	A.	—	schw. Kr.	10°	20°	40°
	B.	—	schw. Kr.	10°	15°	20°

Nr. 10. Je zwei Wurzeln wurden 5 Minuten lang horizontal und vertikal geschüttelt; 5 Stöße per Sekunde. Der Krümmungswinkel betrug nach

		½ Std.	1 Std.	1½ Std.	2 Std.	3 Std.
Horizont. gesch.	A.	schw. Kr.	15°	40°	60°	80°
	B.	schw. Kr.	20°	45°	65°	90°
Vertikal gesch.	A.	—	schw. Kr.	20°	40°	55°
	B.	—	—	schw. Kr.	10°	40°
Nicht gesch.	A.	—	schw. Kr.	25°	50°	65°
	B.	—	—	10°	25°	60°

Wenn das Schütteln 10—15 Minuten lang dauerte und die Zahl der Stöße 15 per Sekunde betrug, dann kam der schon in meiner früheren Arbeit angedeutete chokartige, lähmende Einfluß des Schüttelns auf den geotropischen Reaktionsprozeß zur Geltung: die horizontal und vertikal geschüttelten Wurzeln krümmten sich später abwärts, als die nicht geschüttelten. Beispiel:

Nr. 11. Je zwei Wurzeln wurden 15 Minuten lang horizontal und vertikal geschüttelt; 15 Stöße pro Sekunde. Der Krümmungswinkel betrug nach

		½ Std.	1 Std.	2 Std.	2½ Std.
Horizont. gesch.	A.	—	—	10°	35°
	B.	—	schw. Kr.	15°	40°
Vertikal gesch.	A.	—	—	10°	15°
	B.	—	schw. Kr.	15°	30°
Nicht gesch.	A.	schw. Kr.	10°	40°	50°
	B.	—	15°	45°	55°

Zuweilen gelang es, die Dauer und Schnelligkeit des Schüttelns so zu regulieren, daß die in horizontaler Stellung geschüttelten und die nicht geschüttelten Wurzeln sich ungefähr gleichzeitig abwärts krümmten. Das ist meines Erachtens so zu erklären, daß durch das Schütteln in horizontaler Stellung die Reizintensität gesteigert, die Sensibilität oder das Reaktionsvermögen aber geschwächt wurde. Beispiel:

Nr. 12. Zwei Wurzeln wurden in horizontaler Stellung, zwei nicht geschüttelt; Dauer des Schüttelns 8 Minuten; 15 Stöße pro Sekunde. Der Krümmungswinkel betrug nach

		1 Std.	1 $^1/_2$ Std.	2 Std.	2 $^1/_2$ Std.
Horizont. gesch.	A.	schw. Kr.	15°	25°	30°
	B.	—	10°	20°	25°
Nicht gesch.	A.	schw. Kr.	15°	30°	40°
	B.	—	5°	20°	25°

Avena sativa. In ganz kleine mit Gartenerde gefüllte Töpfchen von ca. 2 cm Durchmesser wurden je 6 Haferkörner gesteckt. Nach der Keimung kamen die Töpfchen auf den in der Horizontalebene rotierenden Teller eines Klinostaten, um heliotropische Krümmungen der Keimblattscheiden auszuschließen. Wenn diese eine Länge von 1—1 $^1/_2$ cm erreicht hatten, wurde je ein Töpfchen in horizontaler und in vertikaler Stellung geschüttelt und kam dann mit einem nicht geschüttelten Töpfchen in horizontaler Stellung in die Dunkelkammer. Die in der Entwicklung stark vorausgeeilten oder zurückgebliebenen Keimlinge wurden nicht berücksichtigt. — Das Ergebnis war wieder, daß sich die horizontal geschüttelten Keimblattscheiden rascher geotropisch krümmten, als die vertikal und die nicht geschüttelten; die beiden letzteren Gruppen zeigten hinsichtlich der Reaktionszeit ein annähernd gleiches Verhalten. Doch war im weiteren Verlauf der Krümmung ein geringes Zurückbleiben der vertikal geschüttelten Keimlinge nicht zu verkennen. — Nachstehend zwei Beispiele:

Nr. 13. Dauer des Schüttelns 8 Minuten; 8 Stöße pro Sekunde. — Nach 1 Stunde waren alle horizontal geschüttelten Keimblattscheiden ganz schwach gekrümmt; die vertikal geschüttelten waren noch nicht gekrümmt; die nicht geschüttelten waren zum Teil gerade, zum Teil ganz schwach gekrümmt. Nach 2 Stunden betrugen die Krümmungswinkel

Horizontal geschüttelt:	55°,	50°,	30°,	45°,	40°,	Durchschnitt	44°.
Vertikal „	35°,	35°,	15°,	20°,	5°,	„	22°.
Nicht „	40°,	30°,	30°,	30°,	15°,	„	29°.

Nr. 14. Dauer des Schüttelns 5 Minuten; 15 Stöße pro Sek. — Nach 45 Minuten zeigten die horizontal geschüttelten Keimlinge den Beginn der Krümmung; die andern waren noch ganz gerade. Die Krümmungswinkel betrugen nach

Horizontal gesch.:	1 Std.:	23°,	15°,	13°,	5°.	Durchsch.	14°.
	1 $^1/_2$ „	45°,	40°,	38°,	15°.	„	34°.
	2 „	60°,	60°,	50°,	30°.	„	50°.

Vertikal gesch.:	1 Std.:	10°, 5°, 3°, 5°.	„	6°.
	1 1/2 „	23°, 20°, 10°, 15°.	„	17°.
	2 „	40°, 35°, 20°, 25°.	„	29°.
Nicht gesch.	1 „	10°, 5°, 3°.	„	6°.
	1 1/2 „	23°, 20°, 10°.	„	18°.
	2 „	40°, 40°, 20°.	„	33°.

Als Gesamtresultat dieser neuen Schüttelversuche ergibt sich also, daß nur die in horizontaler Stellung, d. i. in der geotropischen Reizlage geschüttelten Stengel, Wurzeln und Keimblattscheiden sich rascher krümmen; ihre Reaktionszeit wird verkürzt. Die in vertikaler Stellung, d. i. in der geotropischen Gleichgewichtslage geschüttelten Organe dagegen verhalten sich ungefähr ebenso wie die nicht geschüttelten; ihre Reaktionszeit wird nicht verkürzt.

Aus dieser Tatsache ist mit Bestimmtheit zu folgern, daß durch das Schütteln als solches weder die Sensibilität noch das Reaktionsvermögen gesteigert wird. Wenn also beim Schütteln in horizontaler Stellung die geotropische Krümmung beschleunigt wird, so kann dies nur darauf beruhen, daß die Reizintensität eine Steigerung erfährt. Dies bedingt eine Zunahme der Erregungsintensität und diese hat die Verkürzung der Präsentations- und der Reaktionszeit zur Folge.

Das eben gesagte gilt aber nur, wenn das Schütteln nicht zu lange dauert und nicht zu rasch erfolgt. Andernfalls übt das Schütteln auf empfindlichere Organe einen chokartigen, die geotropische Krümmung verzögernden Einfluß aus. Ob dies auf einer Schädigung des sensiblen oder des motorischen Apparates beruht, muß dahingestellt bleiben.

Das Ergebnis der hier mitgeteilten Schüttelversuche bestätigt also die Richtigkeit der Interpretation, die ich und Fr. Darwin hinsichtlich unserer ersten Schüttelversuche vertreten haben. Ihre Ergebnisse sind also tatsächlich eine Stütze der Statolithentheorie.

VI. Schlußbemerkungen.

Es wird auch von jenen Forschern, die der Statolithentheorie ablehnend oder skeptisch gegenüberstehen, als sehr wahrscheinlich bezeichnet, daß, um Fittings[1]) Worte zu gebrauchen, „eine Massen-

1) a. a. O., p. 391.

wirkung im Zellplasma das Wesentliche bei der Auslösung" sei. In gleichem Sinne äußert sich Jost[1]): „Die Schwere wirkt durch das Gewicht, das sie einem unbekannten Teil der Zelle erteilt, auf das sensible Plasma." Noch bestimmter äußert sich Pfeffer[2]), wenn er sagt, daß die Richtung der Schwerkraft „vielleicht dadurch orientierend wirkt, daß der Druck der sich senkenden Körper die Auslösung hervorruft".

Es handelt sich nun darum, die Natur dieser sich senkenden Körper festzustellen. Mit Recht ist schon von Jost gegen die hypothetischen Statolithenapparate Nolls das Bedenken erhoben worden, daß diese jenseits der Grenzen mikroskopischer Wahrnehmbarkeit liegen sollen, infolge dessen jede Kontrolle durch die cytologische Beobachtung unmöglich wird. Fitting stellt sich aber im wesentlichen auf denselben Standpunkt wie Noll, wenn er es für fraglich erklärt, „ob das Plasma nur für so grobe Massen, wie zB. die Stärkekörnchen es sind, empfindlich ist, oder ob es nicht in viel feinerer Weise durch seine eigene Masse oder durch kleine, spezifisch nur wenig schwerere, also viel leichtere Körnchen als die Stärkekörnchen es sind (die übrigens selbstverständlich bei der Reizung nicht ohne Bedeutung zu sein brauchen) oder durch den Druck des Zellsaftes in den Reizzustand versetzt werden kann". Wenn das Plasma für „so grobe Massen", wie die Stärkekörner, empfindlich ist, was Fitting nach dem in Klammer stehenden Satze für möglich hält, dann ist es eine ganz überflüssige Annahme, auch noch viel kleineren und leichteren Körperchen eine Reizwirkung zuzuschreiben. Man darf doch dem sensiblen Plasma nicht unnötig eine gar zu große Empfindlichkeit zumuten. Wenn wirklich das pflanzliche Plasma normalerweise eine so ganz enorme Empfindlichkeit für den Schwerkraftreiz besäße, wie Fitting anzunehmen scheint, so müßte eine solche Empfindlichkeit doch auch für das tierische Plasma angenommen werden. Dann wäre es aber nicht verständlich, weshalb es der tierische Organismus nötig hat, zur Wahrnehmung der Schwerkraftrichtung Apparate auszubilden, in denen die Statolithen noch viel größere und schwerere „grobe Massen" darstellen, als die Stärkekörner es sind. — Die Annahme einer Analogie zwischen den tierischen und pflanzlichen Perzeptionsorganen für den Schwerkraftreiz betrachte ich aber nach wie vor

1) Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, Jena, 1904, p. 547.

2) Pflanzenphysiologie, II. Aufl., Bd. 2, p. 647.

als einen fruchtbaren wissenschaftlichen Gedanken, der nicht ohne triftige Gegengründe aufgegeben werden sollte.

Nach Fitting[1]) liegt eine Schwäche der Statolithentheorie darin, daß sie die Stärkekörner auf die Hautschichten der Protoplasten drücken läßt, die sie im Sinne Nolls als das Perzeptionsorgan des Protoplasmas für Richtungsreize auffaßt. Die Gründe, welche Noll für seine Ansicht vorbringt, läßt Fitting nicht gelten. Obgleich ich seine Bemerkungen nicht für zutreffend halte und nach wie vor der Ansicht Nolls zustimme, muß ich doch ausdrücklich betonen, daß die Richtigkeit der Statolithentheorie durchaus nicht an die Richtigkeit der Ansicht Nolls über die reizphysiologische Bedeutung der Hautschichten der Protoplasten geknüpft ist. Die Statolithentheorie fordert bloß relativ feste Plasmastrukturen in den plasmatischen Wandbelegen, welche durch die auf sie hinüberwandernden und auf ihnen lastenden Stärkekörner deformiert werden. Ob diese Strukturen auf die äußeren Hautschichten beschränkt sind oder nicht, ist für die Statolithentheorie nicht von wesentlicher Bedeutung. Übrigens habe ich, was Fitting übersehen hat, bereits in der III. Auflage meiner „Physiolog. Pflanzenanatomie" (p. 507) und zwar in der Einleitung des Abschnittes über die Sinnesorgane, also an hervorragender Stelle, hervorgehoben, daß außer der äußeren Hautschicht auch noch andere Teile des Plasmakörpers für die Reizperzeption in Betracht kommen können: „Wenn die innere Hautschicht, die Vakuolenwand, derart fixiert sein sollte, daß sie durch strömendes Plasma keine Verschiebung erleidet, so könnte natürlich auch sie zur Aufnahme äußerer Reize[2]) dienen. Das gleiche hätte für alle fixen Plasmastrukturen zu gelten, die sonst noch im Cytoplasma möglicherweise vorhanden sind."

Schließlich möchte ich noch in Kürze die Frage der Beweisführung berühren. In Sachen der Statolithentheorie hat meines Erachtens nicht nur das physiologische Experiment, sondern auch die vergleichend-anatomische Methode ein gewichtiges Wort mitzusprechen. Es ist ja richtig, daß auf letzterem Wege keine direkte Beweisführung möglich ist, sondern nur Indizienbeweise beigebracht werden können. Wenn sich aber diese Beweise häufen und von den verschiedensten Seiten her sich gegenseitig ergänzend die

1) a. a. O., p. 391.

2) Damit sind natürlich äußere Richtungsreize gemeint.

Theorie zu stützen vermögen, so erreicht dieselbe schon auf diesem Wege allmählich einen sehr hohen Grad von Wahrscheinlichkeit. Nur derjenige, der der anatomischen Forschung überhaupt ferner steht, wird sich der überzeugenden Kraft solcher Argumente verschließen, und die bei den höheren Pflanzen bisher ausnahmslos konstatierte Übereinstimmung zwischen dem örtlichen und zeitlichen Auftreten der Statolithenstärke und der Geoperzeption als eine in jedem Einzelfalle ganz „zufällige Koinzidenz" betrachten.

Botanisches Institut der Universität Graz,
1. Juli 1905.

Inhalt

des vorliegenden 2. Heftes, Band XLII.

Preis dieses Heftes für Abonnenten . . . 7 Mk. 40 Pfg.,
für den Einzelverkauf 9 Mk. 25 Pfg.



JAHRBÜCHER

für

wissenschaftliche Botanik

Begründet

von

Professor Dr. N. Pringsheim

herausgegeben

von

W. Pfeffer
Professor an der Universität Leipzig

und

E. Strasburger
Professor an der Universität Bonn

Zweiundvierzigster Band. Drittes Heft.
Mit 6 lithographierten Tafeln.

Leipzig
Verlag von Gebrüder Borntraeger
1906

Alle Zusendungen für die Redaction bittet man zu richten an **Professor Pfeffer in Leipzig (Botanisches Institut), — vom 1. August bis 20. September nur an Gebrüder Borntraeger in Berlin SW. 11, Dessauerstrasse 29**

Inhalt des vorliegenden Heftes.

Ausgegeben im Januar 1906.

Die Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik erscheinen in zwanglosen Heften, von denen zumeist 4 einen Band bilden. Der Preis des Bandes beträgt für die Abonnenten ungefähr 35 Mk., sofern nicht eine ungewöhnliche Zahl von Tafeln eine Preiserhöhung notwendig macht. Beim Einzelverkauf erhöht sich der Preis um 25 Prozent.

Das Honorar beträgt 30 Mk. für den Druckbogen; jedoch werden bei umfangreicheren Abhandlungen nur 4 Bogen honoriert. Bei Dissertationen wird kein Honorar gewährt. Den Autoren werden 25 Sonderabdrücke kostenfrei geliefert. Auf Wunsch wird bei rechtzeitiger Bestellung eine größere Anzahl von Sonderabzügen hergestellt und nach folgendem Tarif berechnet:

für jedes Exemplar geheftet mit Umschlag für den Druckbogen 13 Pfg.,

für jede schwarze Tafel einfachen Formats 5 Pfg.,

für jede schwarze Doppeltafel 7,5 Pfg.

Bei farbigen Tafeln erhöhen sich obige Preise für jede Farbe um 3 Pfg.

Ein besonderer Titel auf dem Umschlag sowie Änderung der Paginierung usw. werden besonders berechnet.

Über
Säureausscheidung bei Wurzeln und Pilzhyphen und ihre Bedeutung.

Von

Gustav Kunze.

I. Historisches.

Die Frage nach den Sekreten der Pflanzenwurzel ist in chemischer wie in physiologischer Beziehung schon relativ früh von den Physiologen behandelt worden. Aber wie bei vielen ähnlichen Problemen, so läßt sich auch hier, besonders soweit es sich um die älteren Arbeiten handelt, sagen, daß die Zahl der über das Phänomen aufgestellten Vermutungen und Hypothesen die der Beobachtungstatsachen weit übertrifft, und die große Mehrzahl der einschlägigen älteren Literaturangaben hat heute nur noch historischen Wert. Es ergibt sich dies aus den Zusammenstellungen, wie sie Mohl (23), Meyen (21) und Knop (14) und in neuerer Zeit in Anlehnung daran besonders Molisch (24) und Czapek (7) gegeben haben.

Unter Übergehung aller Einzelheiten sei aus den Ergebnissen älterer Arbeiten über den Gegenstand nur folgendes angeführt: Nach den Angaben von Cotta (5) scheint es, als ob Bruckmanns der erste gewesen sei, der eine Sekretion, wie er sagt, ein „Auströpfeln“, aus den feinen Wurzelendigungen wahrgenommen hat. Bald nach ihm arbeiteten dann Humboldt und Plenk über unsere Frage. Alle drei Forscher deuteten die Sekrete als vom Stoffwechsel herrührende Abfallprodukte, als „Pflanzenkot“. De Candolle gründete darauf, an sich folgerichtig, die Theorie, daß diese Ausscheidungsprodukte, in größerer Menge in einem Boden angehäuft, zu einer Schädigung seiner Pflanzendecke führen müßten. Diese Auffassung wurde noch weiter ausgebaut in der bekannten Theorie Schulzes, wonach gewisse Pflanzen in der Nachbarschaft



anderer deshalb nicht gedeihen könnten, weil das Sekret der einen für die andern giftig wirke. Den Nutzen der Brache sah man in dem Zerfall der im Boden angehäuften Stoffwechselprodukte. Man vermutete also eine weitgehende Analogie mit den tierischen Organismen. Das Irrtümliche dieser Ansicht aber wurde bald von den Zeitgenossen erkannt. So liefert bereits Cotta (5) eine richtige Kritik der erwähnten Theorie. Andere Versuche, ausgeführt von Macaire-Prinsep, erfuhren ebenfalls bald eine Widerlegung durch Walser, Boussingault und Meyen und es braucht daher auf dieselben nicht weiter eingegangen zu werden. Mit ganz neuer, exakter Methode und ausgehend von völlig neuen Gesichtspunkten nahm endlich Sachs die Frage in Angriff. Der Inhalt seiner kurzen, aber grundlegenden Abhandlung (Botan. Ztg. 1860, p. 117) läßt sich dahin zusammenfassen: Auf polierten Marmorplatten werden durch Pflanzenwurzeln Korrosionserscheinungen bewirkt. Dieselben können nicht durch ausgeschiedene Kohlensäure hervorgerufen worden sein, denn sonst müßte die ganze Platte, da die Bodenluft reich an diesem Gase ist, gleichmäßig die Politur verloren haben. Vielmehr erklärt sich die Anätzung aus der sauren Reaktion der Pflanzensäfte, insbesondere derer der Wurzeln. Eine Abgabe der Säfte nach außenhin hält Sachs für ausgeschlossen, weil im Kulturwasser von Pflanzen saure Reaktion nicht zu konstatieren sei. Dagegen meint er, daß die Wurzelflächen, die der Marmorplatte anlagen, die fragliche Säure durch Membranzersetzung geliefert haben könnten. Den Versuchen mit Marmorplatten ließ Sachs (29) später solche mit Dolomit, Magnesit und Osteolith folgen, überall mit demselben positiven Erfolg. Erwähnenswert erscheint in diesem Zusammenhange noch, daß schon vor Sachs von Becquerel die Vermutung ausgesprochen war, daß außer der Kohlensäure noch andere Stoffe von der Pflanzenwurzel abgeschieden würden, und zwar erscheint ihm eine Abgabe von Essigsäure sehr wahrscheinlich, eine Ansicht, die sich später auch bei Liebig wiederfindet. Besonderes Interesse verdienen weiter die Untersuchungen Knops (a. a. O. I, p. 656). Er schließt vor allem aus dem Vorkommen von Al_2O_3 in *Lycopodium* auf die Mitwirkung stärkerer organischer Säuren bei der Gewinnung der Nährsalze, daneben aber verkennt er die Bedeutung der Kohlensäure als aufschließendes Agens nicht, und er ist der erste, der eine quantitative Bestimmung dieser Säure versucht hat. In neuester Zeit endlich verdanken wir besonders Prianischnikow (26), Molisch (24) und

Czapek (7) eingehendere Studien über das Wurzelsäureproblem. Prianischnikow stellte fest, daß bei Phosphorit als einziger Phosphorsäurequelle Hirse 2%, Gerste 11—14% und Hafer bis 23% desjenigen Erntegewichts liefern, welches bei der Düngung mit NaH_2PO_4 erzielt wird. Dagegen ergaben Erbse, Lupine, Senf und Buchweizen unter den gleichen Bedingungen etwa 93% des normalen Ertrages. Gleichzeitig glaubte der genannte Forscher gefunden zu haben, daß allein die zuletzt angeführten Pflanzen saure Sekrete durch die Wurzel abgeben, und er schließt daraus, daß ein Zusammenhang besteht zwischen Säureabgabe und Phosphatgewinnung. Daß es sich hier um eine irrtümliche Auffassung handeln muß, folgt schon aus einer Bemerkung von Linck (19), derzufolge Hirse auf einem an Phosphorsäure und Stickstoff armem Boden, sobald genügende Feuchtigkeit vorhanden ist, 300fache Frucht liefern kann. Sie muß also wohl in hohem Maße die Fähigkeit haben, sich die Phosphorsäure des Bodens, die wohl in der Regel in Form von Apatit vorliegt, zunutze zu machen. Außerdem glaube ich durch eigene Versuche festgestellt zu haben, daß gerade Hirse und Hafer starke Säureausscheidung zeigen, während Senf eine solche vermissen läßt.

Erheblich umfangreicher sind die Untersuchungen von Molisch (24). Eine eingehende Besprechung derselben erscheint entbehrlich, da bereits Czapek (7) in seiner angeführten Arbeit eine solche bringt. Erwähnt sei nur, daß Molisch (24) die auflösende Wirkung des Wurzelsekrets gegenüber organischer Substanz (Elfenbeinplatten) feststellen konnte. Ferner wies er nach, daß dem Wurzelsekret außer dem schon länger bekannten Reduktionsvermögen noch oxydierender und fermentativer Charakter zukomme. Oxydierende Wirkung, dies geht aus den Untersuchungen von Molisch hervor, übt die Pflanzenwurzel aus, gleichviel ob ihr Sekret blaues Lackmuspapier rötet oder nicht, denn wie sich aus der Vergleichung der von diesem Forscher für seine Oxydationsversuche benutzten Versuchspflanzen *(Cucurbita Pepo, Pisum sativum, Helianthus annuus, Scorzonera hisp., Lepidium sat., Brassica Rapa, Hordeum vulg.)* mit meiner p. 372 angeführten Tabelle ergibt, verteilen sich dieselben über alle drei meiner Abteilungen. Sodann wies er noch das Vorkommen von Diastase in den Wurzelsekreten nach. Wenn dieselbe auch, wie Czapek später zeigte, nicht direkt abgegeben wird, vielmehr stets nur aus den verletzten Partien des Wurzelsystems ausfließt, so kann sie doch wohl auch normalerweise aus

den absterbenden Wurzelhaaren austreten und, wie Molisch annimmt, eine zersetzende Wirkung auf die organischen Bestandteile des Bodens ausüben. Ob freilich ihr und dem oben erwähnten Oxydationsvermögen der Wurzeln die Hauptrolle bei der Zersetzung des Humus zukommt, dürfte wohl noch zu bezweifeln sein. — Czapeks (7) Untersuchungen erstrecken sich vor allem auf den chemischen Bestand der Sekrete. Er kommt dabei zu dem Schluß, daß ihr ernährungs-physiologisch wichtigster Bestandteil die Kohlensäure sei. Die Anwesenheit freier organischer Säuren, wie Essigsäure usw., hält er besonders auf Grund von Versuchen mit künstlichen Gesteinsplatten, über die er Keimlinge hinwachsen ließ, für ausgeschlossen; doch, so interessant die ganze Versuchsanordnung ist, so hat doch in neuester Zeit Prianischnikow (27) in überzeugender Weise die Mängel, mit denen sie behaftet ist, aufgedeckt. Am häufigsten fand Czapek Kali, Magnesium und, wenn durch das Sekret Lackmus gerötet wurde, Phosphorsäure. Ferner fand er noch Ca, HCl und in einem Fall *(Centaurea)* H_2SO_4. Ameisensäure wurde zuerst von Goebel (12) angegeben und dieser Befund von Czapek bestätigt. In beiden Fällen aber scheint mir das angewandte Reagens $HgCl_2$ nicht einwandfrei, da ihm gegenüber auch zahlreiche andere reduzierende Substanzen, wie sie als Spaltungsprodukte des Plasmas auftreten können, sich ganz analog verhalten. Daß aber Ameisensäure wirklich vorliegt, konnte ich dadurch feststellen, daß ich ihr Pb-Salz zur Abscheidung brachte. Bleiformiat liefert gute Kristalle, die leicht kristallographisch zu identifizieren sind. Über die benutzte Methode verweise ich auf Behrens, Mikrochem. Reaktionen, Heft IV. Das von Czapek (7) behauptete Vorkommen von saurem Oxalat in den Ausscheidungen der Hyazinthenwurzeln habe ich nachgeprüft, jedoch ohne positiven Erfolg. Da hierbei eine Kulturflüssigkeit zur Untersuchung kam, in der vier Hyazinthen ca. 4 Wochen gestanden hatten, so glaube ich, daß die Säure kaum hätte übersehen werden können. Ich verfuhr bei der Analyse in der Weise, daß ich die wenig Lackmuslösung enthaltende, schwach gerötete Flüssigkeit mit chemisch reiner Kalilauge bis zur schwach basischen Reaktion versetzte und nun einengte. Dadurch mußte eine Zersetzung der Oxalsäure, wie sie sonst beim Eindampfen sehr verdünnter Lösungen leicht erfolgt, vermieden werden. Aber weder in der ursprünglichen, noch in der eingeengten Flüssigkeit gelang es mir trotz mehrfach variierter Methode auch nur Spuren der

fraglichen Säure aufzufinden. Übrigens sprach schon von vornherein gegen Czapeks Behauptung die Tatsache, daß bei einigen andern Hyazinthen, die in unserem stark $CaCO_3$-haltigen Jenaer Leitungswasser standen (die vorhergehenden waren natürlich mit destilliertem Wasser angesetzt), die Kulturflüssigkeit völlig klar blieb.

2. Über die chemische Natur des Wurzelsekrets.

Meine weiteren Untersuchungen über die chemische Natur der Sekrete knüpfen ebenfalls an Czapek an. Zunächst suchte ich mit Hilfe verschieden ansprechender Indikatoren wie Cochenille, Methylenblau, Georginenpapier und zahlreicher anderer säureempfindlicher organischer Farbstoffe die Natur der Säure auszumitteln, allein trotz vieler Bemühungen, meist an der Hand der Glaserschen Zusammenstellung (10), ist es mir nicht gelungen, zu den Czapekschen Resultaten Neues hinzuzubringen. Ebenso ergaben meine mikrochemischen Untersuchungen, wenigstens teilweise, nur eine Bestätigung der Czapekschen Befunde. Besonders die von ihm erwähnten Basen K und Ca fand ich stets in größerer Menge vor. Ebenso sind Phosphate mit Sicherheit nachweisbar. Ob dieselben aber in Form von KH_2PO_4 vorliegen, wie Czapek annimmt, scheint mir vorläufig doch noch nicht bewiesen. Damit ist dann auch die von ihm auf Grund der Malyschen Untersuchungen (a. a. O., p. 366) behauptete Wirkungsweise derselben, Wechselzersetzung mit Chloriden im Boden, als noch nicht feststehend zu betrachten. Einen geradezu umgekehrten Vorgang wie Czapek nimmt übrigens H. v. Liebig (18) an. Nach ihm wird Kalioxalat von den Wurzeln abgegeben und dieses soll sich mit den schwerlöslichen Phosphaten im Boden umsetzen unter Bildung des leichtlöslichen Kaliphosphates, welches dann von der Wurzel aufgenommen würde. Daß derartige Umsetzungen, wie sie beide Forscher vermuten, im Boden tatsächlich vorkommen, wurde schon früher von Lemberg (17) durch exakte Versuche im einzelnen festgestellt. Ob aber den im Wurzelsekret der Pflanzen vorkommenden Salzen eine erhebliche Wirkung im erwähnten Sinne zugeschrieben werden darf, scheint mir wegen der sehr geringen Salzmengen, um die es sich hier handelt, nicht sehr wahrscheinlich. Daß gerade die von Czapek ausgesprochene Annahme über die Bedeutung der Phosphorsäure kaum haltbar ist, wurde schon von

Jost (13) betont. In der Tat stimmten derartige Verhältnisse schlecht zu der sonst allenthalben im Pflanzenkörper herrschenden Ökonomie. Zunächst ist bekannt, daß der Apatit, die einzige natürliche Phosphorsäurequelle der Pflanze, im allgemeinen nur spärlich im Boden verbreitet ist, nämlich nur zu 0,1 bis 0,24 %. Ferner ist erwiesen, daß das Aufschließungsvermögen der Pflanzen diesem Mineral gegenüber meist ein wenig bedeutendes ist. Die Phosphorsäure stellt also schon deshalb ein sehr wertvolles Produkt für die Pflanze dar. Außerdem wäre, wie sich aus den Formeln leicht ersehen läßt, die auf dem von Czapek angenommenen Wege gewinnbare Nährsalzmenge nur gering und das als Nebenprodukt entstehende Triphosphat schwer wieder assimilierbar. Ein direkter Gegengrund gegen Czapeks Auffassung aber liegt wohl in der von mir in Übereinstimmung mit Knop in zahlreichen Fällen konstatierten Abgabe von Sulfat, die der erstere Forscher nur bei einer Pflanze feststellen konnte. Es ließe sich aus diesem Befunde mit demselben Recht folgern, daß saures Sulfat sezerniert würde, das dann ebenfalls Umsetzungen im Boden bewirken könnte. Immerhin aber, dies sei noch zu bemerken gestattet, behalten diese Untersuchungen Czapeks ihren Wert, da sie sicherlich mit außerordentlicher Vorsicht ausgeführt sind, und von ihm die mikrochemische Analyse hier zum ersten Male mit Erfolg angewandt worden ist. Die Unsicherheiten im einzelnen erscheinen bei der sehr geringen Substanzmenge, die zu Gebote steht, fast unvermeidlich. — Prianischnikow (a. a. O., p. 191) erklärt das Vorkommen von Schwefelsäure und Phosphorsäure in der Weise, daß bei der Keimung der Zerfall des Reservematerials ein erheblicherer sei als die zur Synthese verbrauchte Menge ausmacht. Der Überschuß an P und S soll zu den betreffenden Säuren oxydiert und abgegeben werden. Erwachsene Pflanzen lassen, wie er meint, diese Ausscheidungen vermissen. Demgegenüber muß ich bemerken, daß ich P_2O_5 auch in dem Sekret älterer *Sempervivum*-Pflanzen, die ich auf feuchtem Lackmuspapier neue Wurzeln treiben ließ, nachweisen konnte. Daß in der Tat bei der Keimung eine gewisse Menge von Nährsalzen abgegeben werden kann, wurde schon früher von mehreren Autoren, besonders von Knop erkannt. Betrachtet man aber die von letzterem Forscher (a. a. O. II, p. 202 ff.) zusammengestellten quantitativen Daten, so wird man zu der Überzeugung geführt, daß derartig geringe Mengen, falls sie auch unter normalen Verhältnissen, besonders bei nicht so reichlicher Zufuhr von

Feuchtigkeit, zur Abscheidung kommen sollten, keinen nennenswerten Verlust für die Pflanze bedeuten, aber auch eine bemerkenswerte Rolle in ernährungsphysiologischer Beziehung spielen dürften. Einleuchtender erscheint es, wenn man mit Jost (13) annimmt, daß beide Säuren und vielleicht auch ein guter Teil der Basen aus den abgestorbenen und noch mehr aus den abgerissenen Wurzelhaaren stammt, selbst wenn man bei der Präparation nicht die die Säure enthaltenden Papierstückchen auskocht, wie es Czapek tat. Um diese Fehlerquellen nach Möglichkeit zu vermeiden, verfuhr ich bei meinen weiteren Versuchen in der Weise, daß ich die Keimlinge nicht wie Czapek abhob vom Papier und dieses, natürlich mitsamt den anhaftenden Resten der Wurzelhaare, auskochte, sondern das Sekret durch Abspülen der Kultur mit destilliertem Wasser gewann. Ich ließ zu diesem Zweck 180 Keimlinge von *Balsamina hortensis*, einer Pflanze mit besonders lebhafter Säuresekretion, im feuchten Raum über analytische Filter, die einer schräg gestellten Glasplatte anlagen, hinwachsen. Als eine gesondert stehende Partie von Vergleichspflanzen das untergelegte Lackmuspapier stark gerötet hatte, wurde über die erste Kultur ein langsamer Strom von chemisch reinem Wasser (40 ccm) hinweggeführt und mit der gleichen Flüssigkeit diese Operation etwa 10mal wiederholt, wonach eine auf die Filter gebrachte kleine Menge Lackmuslösung nicht mehr gerötet wurde. Es bot diese Versuchsanordnung vor der Czapekschen noch den weiteren Vorteil, daß von dem Lakmusfarbstoff, der bekanntlich nie völlig salzfrei darstellbar ist, nur ganz geringe Spuren in die Flüssigkeit gelangten. In der Flüssigkeit wurde nun die Menge der gewonnenen Säure durch Titration mit chemisch reiner $^1/_{10}$-Normal-Kalilauge zu bestimmen versucht. Dabei kam ich zu einer Zahl, die einem Gehalt von 0,0005 g entsprach, wobei der Berechnung die Ameisensäure zugrunde gelegt wurde. Ein Wert, der, wie gleich bemerkt sei, unbrauchbar ist, da er weit unterhalb der Empfindlichkeitsgrenze des angewandten Indikators (Phenolphtaleïn) liegt, der aber deshalb von Interesse ist, weil er demonstriert, wie außerordentlich gering die produzierte Säuremenge ist, und auf welche Schwierigkeiten daher die chemische Analyse stößt. Unrichtig freilich wäre es, aus der geringen Menge auf die Bedeutungslosigkeit der Säure zu schließen, denn wenn auch anzunehmen ist, daß bei älteren Pflanzen zur Vermeidung von Schädigungen des Wurzelsystems, wie solche sowohl durch freie Säuren als auch durch konzentriertere Nähr-

lösungen leicht eintreten können, die Konzentration der abgegebenen Säure nicht wesentlich gesteigert werden wird, so kann doch die von einem weitverzweigten Wurzelsystem produzierte Menge eine recht erhebliche sein und eine entsprechende Wirkung ausüben. Für die weitere Untersuchung wurde die Flüssigkeit zunächst mit chemisch reiner Kalilauge in geringem Überschuß versetzt und dann in einer Platinschale eingeengt. Dabei war besonders auffällig die Bildung eines gallertigen Absatzes, der sehr wohl, wie Knop (14) angibt, Eiweiß gewesen sein kann. Leider erfuhr ich von dieser Annahme Knops zu spät, sonst hätte sich vielleicht eine chemische Untersuchung ermöglichen lassen. Ich glaubte der Erscheinung für unsere Frage kein Gewicht beilegen zu sollen, da ich hier die bekannten Schleimmassen vermutete, die der Wurzel das Durchgleiten im Boden erleichtern. — Die weiterhin angestellten Untersuchungen der eingeengten Flüssigkeit sind ohne beachtenswertes positives Resultat geblieben. Zwar entstanden nach Zusatz von Ca- und Ag-Salzen Ansätze zu Kristallbildungen und verschiedenartige Kristallskelette, aber deutlich ausgebildete Kristalle, aus denen man mit Sicherheit auf das Vorhandensein bestimmter, wie ich vermutete, organischer Säuren hätte schließen können, traten nicht auf. Der Hauptgrund dafür ist, wie ich glaube, der, daß in der immerhin noch sehr schwachen Lösung schon mehrere Salze vorlagen, deren Zahl durch den Zusatz der Kalilauge, wie des Reagens, noch vermehrt werden mußte. Unter derartigen Verhältnissen aber büßt die mikrochemische Analyse viel von ihrer Zuverlässigkeit ein. Außerdem schien es mir, als wenn die vorerwähnten schleimigen Massen die Kristallisation verzögerten. Eine Beseitigung des Schleimes aber, etwa durch Glühen, war, solange es sich um die Untersuchung auf organische Säuren handelte, natürlich nicht möglich. Am wahrscheinlichsten erscheint mir trotz des negativen Ausganges der Analyse, daß die Säurewirkung des Sekrets auf dem Vorhandensein organischer Säuren beruht. Diese Ansicht ist von älteren Autoren wiederholt geäußert und sie gewinnt vor allem dadurch an Wahrscheinlichkeit, daß Zitronensäure und Oxalsäure oft in den Wurzeln nachgewiesen sind. Die fragliche Säure, über deren Natur mithin noch nichts Sicheres bekannt ist, dürfte vermutlich aufzufassen sein als intermediäres Atmungsprodukt, analog wie dies für die Blätter der Sukkulenten bekannt ist. Von den Reaktionen auf organische Säuren im Sekret war nur die auf Schwefelsäure einigermaßen deutlich, während die auf Phosphorsäure

fraglich blieb. Bei den mehrfach wiederholten Versuchen ergab sich stets, daß gerade die letztere Reaktion, sobald die Keimlinge nicht abgehoben wurden, undeutlich ausfiel. Es ist daher wohl mit Sicherheit anzunehmen, daß die Phosphorsäure normalerweise in ganz verschwindenden Mengen im Sekret vorkommt. Ebenso verhält es sich wohl mit der Schwefelsäure, nur gelingt ihr Nachweis in der Regel leichter. Irgend eine wichtigere ernährungsphysiologische Bedeutung dürfte daher beiden Säuren wohl kaum zukommen.

Über das Vorkommen der Kohlensäure als Wurzelausscheidungsprodukt und ihre Wirkungsweise finden sich, wie schon erwähnt wurde, zahlreiche Angaben in der älteren Literatur, insbesondere sei auf die Arbeiten von Knop (a. a. O. II, 178) und Czapek zurückverwiesen. Auf ihre Wirkung aber, dies sei noch bemerkt, dürfte die Veränderung des Indikators in zahlreichen Fällen nicht zurückzuführen sein, denn der für CO_2 charakteristische weinrote Farbenton ist in diesen Fällen durch ein lebhaftes Ziegelrot verdeckt.

3. Korrosionsversuche an den häufigsten gesteinbildenden Mineralien.

Um möglichst über den ernährungsphysiologischen Wert des sauren Sekrets näheres zu erfahren, ließ ich Keimlinge einmal von Pflanzen, die eine lebhafte Säureabgabe zeigen (*Balsamina hortensis* und Buchweizen), und weiter von solchen, die kein merklich saures Sekret besitzen *(Sinapis alba)*, über polierte Platten bezw. Spaltungsstücke der hauptgesteinbildenden Mineralien[1]) wachsen. Nach zehntägiger Versuchsdauer zeigten sich nur Marmor und Wollastonit ($CaSiO_3$) mit Korrosionsspuren versehen, während Orthoklas ($AlKSi_3O_8$), Oligoklas ($m\,NaAlSi_3O_8 + n\,CaAl_2Si_2O_8$; $m > 1$), Labradorit ($m\,NaAlSi_3O_8 + n\,CaAl_2Si_2O_8$; $m < n$), Apatit ($Ca_5(PO_4)_3Cl$), Muscovit ($(KH)_6Al_6Si_6O_{24}$), Hornblende (Ca, Mg, $FeSiO_3$), Leucit ($AlKSi_2O_6$), Elaeolith ($NaAlSiO_4$), Biotit [$(m\,(KH)_6\,Al_6Si_6O_{24} + n\,(MgFe)_2SiO_4$], Apophyllit (wasserhaltiges K-Ca-Silikat) in keiner Weise Anätzungserscheinungen zeigten. Besonders das Verhalten der Wurzeln gegenüber den Feldspäten

1) Die Mineralien stammen aus dem Großherzogl. Sächs. Mineralog. Museum. Es sei mir gestattet, dem Direktor desselben, Herrn Geh. Hofrat Prof. Dr. Linck meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

dürfte überraschen, denn sie bilden ja die Haupt-Alkali-Quelle für die Pflanze. — Die deutlichste Korrosion überhaupt erhielt ich an einem Kalibleiglas („schwerer Flint“) der hiesigen Glashütte. Auf demselben zeichnete sich sogar der Verlauf der Wurzelhaare bis in die feinsten Details ab. Mit allen übrigen Glassorten, die mir von der Firma Schott u. Gen. Jena[1]) in freundlicher Weise zur Verfügung gestellt wurden: reines Na-Glas, reines K-Glas, Ca-Glas, P_2O_5-haltige Gläser, Kaliborosilikate, As-haltige K-Silikate und noch mehreren andern erhielt ich stets nur negative Resultate. Das gleiche ergab ein Versuch mit einem Obsidian (natürliches wasserfreies Gesteinsglas). Daß in allen diesen Fällen selbst nicht Spuren des Glases gelöst werden, scheint mir besonders daraus hervorzugehen, daß die Keimlinge auf dem As-Glas keinerlei Vergiftungserscheinungen zeigten. — Die erwähnten Korrosionserscheinungen traten auf, gleichviel ob die Versuchspflanzen saures Wurzelsekret aufwiesen oder nicht. Es handelte sich hier also vermutlich nur um eine Wirkung der Kohlensäure. — Mein Resultat den Apatit betreffend ist abweichend von den Erfahrungen, wie sie Sachs (a. a. O., p. 290) und Czapek gemacht haben. Die Erklärung dafür liegt wohl sicher in der verschiedenen physikalischen Konsistenz des angewandten Minerals. Sachs operierte mit dem etwas porösen Osteolith und Czapek benutzte künstliche Tricalciumphosphatplatten, hergestellt aus Stuckgips, dem das Material feingepulvert in beträchtlicher Menge zugesetzt worden war. Bei meinen Versuchen kam ein Kristall mit gut ausgebildeter Basis (001) und außerdem ein anpoliertes, sehr dicht struiertes Stück zur Verwendung. Das Resultat lehrt also, daß die Angreifbarkeit eines Minerals, und damit auch die der zugehörigen Gesteine, wesentlich abhängig ist von ihrer mehr oder weniger feinen Verteilung.

4. Kulturversuche in gepulverten Gesteinen.

In den folgenden Versuchen bot ich deshalb den Versuchspflanzen das Gestein in Form etwa mohn- bis hirsekorngroßer Partikel dar. Die Versuchsanordnung war im einzelnen folgende: Glasgefäße wurden beschickt mit 215 g Gesteinsmaterial, das mit destilliertem Wasser gut durchfeuchtet wurde. In jedes Gefäß

1) Ich gestatte mir, Herrn Dr. Schott auch an dieser Stelle herzlich zu danken.

brachte ich vier gleichaltrige Versuchspflanzen. Nach je zwei Tagen wurde der Wasserverlust durch Wägung festgestellt und die fehlende Menge ergänzt. Ferner mußte Stickstoff in assimilierbarer Form zugeführt werden. Ich wählte, um nicht noch andere Nährsalze mit einzuführen, NH_4NO_3 und setzte nach je fünf Tagen 6—8 Tropfen (21 gutt = 1 ccm) einer $^1/_2{}^0/_{00}$ Lösung dieses Salzes zu. Die gegebene Menge dürfte hinreichend gewesen sein, da andere Pflanzen, die eine größere Dosis erhielten, kein merklich besseres Gedeihen zeigten. Bezüglich der übrigen Nährsalze waren die Pflanzen also auf das zerkleinerte, unverwitterte Gestein angewiesen. Als Versuchspflanzen wurden zunächst benutzt *Sinapis alba*, *Onobrychis* und *Balsamina hortensis*. An Gesteinen kamen zur Verwendung Leucitbasalt (Fundort: Papenkaule bei Gerolstein) und Granit (Fichtelgebirge), ferner wurden Vergleichskulturen mit reinem Quarzsand, wie er für Sandkulturen Verwendung findet, angestellt. Die Versuche wurden begonnen am 16. April. Bereits nach wenigen Tagen machten sich deutliche Unterschiede geltend. Stets waren die auf dem Basalt gezogenen Pflänzchen merklich kräftiger als die auf dem Granit, und diese wieder ein wenig kräftiger als die auf dem Sand befindlichen. Aus dem Granit und besonders aus dem Basalt wurden also gewisse Nährsalzmengen aufgenommen. Dies war auch zu erwarten, denn beide Gesteine enthalten gerade von den wichtigsten Nährsalzen K und P_2O_5 besonders große Mengen und liefern allgemein bei der Verwitterung sehr fruchtbare Böden. Der Basalt ist außerdem durch leichte Verwitterbarkeit ausgezeichnet. Schon durch Behandeln mit CO_2-haltigem Wasser können ihm beträchtliche Mengen Alkali entzogen werden. Immerhin aber waren auch die auf ihm gezogenen Pflanzen dürftig entwickelt und zeigten nach etwa 6—7 Wochen keinen merkbaren Zuwachs mehr. Vor allem fiel auf, daß die älteren Blätter schnell vertrockneten, während die Stengel vollständig grün blieben. Es ist dies wohl zweifellos auf Nahrungsmangel zurückzuführen, umsomehr, als Kontrollpflanzen sofort lebhaft zu wachsen begannen, als der Kultur Knopsche Nährlösung zugefügt worden war.

Es ist damit also sichergestellt, daß die höheren Pflanzen nicht imstande sind, unverwittertem Gestein die nötigen Nährsalze zu entnehmen. Es ist daher auch zu vermuten, daß die Dürftigkeit der Vegetation, wie man sie stets auf noch nicht völlig verwittertem Gestein findet, meist wohl nicht auf die geringe wasserhaltende Kraft des Substrats oder, wie häufig angegeben wird, auf Stickstoff-

mangel zurückzuführen ist, sondern daß ganz allgemein Nahrungsmangel, veranlaßt durch zu geringes Aufschließungsvermögen der Wurzel, vorliegt.

Am 22. Juli, also nach 107 tägiger Vegetationsdauer, wurden die Versuchspflanzen dicht über der Wurzel abgetrennt und einige Wochen später ihr Trockengewicht bestimmt. Es ergaben sich folgende Werte in g:

	auf Basalt	auf Granit	auf Sand
Esparsette	0,150	0,052	0,050
Senf	0,186	0,09	0,079
Balsamine	0,315	0,152	0,105

Die Zahlen bestätigen das oben gesagte. Ferner ist bemerkenswert, daß die am stärksten sezernierende Pflanze *(Balsamina)* verhältnismäßig am besten gediehen ist. Man darf also wohl annehmen, daß eine Beziehung zwischen Säureabgabe und Bodenaufschließungsvermögen besteht, ein Resultat, welches ja aus den Plattenversuchen nicht abgeleitet werden konnte. Bei der Beurteilung der Werte, welche das Trockengewicht der auf Basalt erzogenen Pflanzen angeben, ist zu beachten, daß in diesem Gestein schon durch CO_2 merkliche Quantitäten von SiO_2 ausgetrieben und damit Alkalien freigemacht werden. Es kann also der Vorteil, den die sezernierte stärkere Säure der Balsamine gewährt, hier nicht so erheblich sein wie dies auf dem Granit, der durch CO_2 weniger angegriffen wird, der Fall ist. In der Tat sind die Unterschiede auf dem letzteren Gestein besonders auffallend.

Der Einwand, daß etwa die in den verschiedenen Samen in verschiedener Menge vorhandenen Reservestoffe, denen natürlich gerade bei unseren Versuchen auch in vorgerückten Entwicklungsstadien der Pflanze eine gewisse Wichtigkeit zukommt, von ausschlaggebender Bedeutung wären, trifft nicht zu. Es ergibt sich dies, wenn man zB. für die verschiedenen Versuchspflanzen den Quotienten $\frac{\text{Trockengewicht Granit}}{\text{Trockengewicht Sand}}$ bildet. Man gelangt dann zu den Werten: *Onobrychis* 1,04; Senf 1,14; *Balsamina* 1,45. Es bleibt also stets die letztere Pflanze erheblich im Vorteil.

Hafer lieferte unter den gleichen Bedingungen folgende Zahlen: Basalt 0,173; Granit 0,081; Sand 0,076. Dieser Versuch wurde am 29. April begonnen, mußte aber bereits am 10. Juli abgebrochen

werden, da die Pflanzen, vermutlich durch zu reichliches Gießen, gelitten hatten. Trotzdem dürften die Zahlen in ihrem Verhältnis untereinander ein annähernd richtiges Bild vom Verhalten des Hafers unter den gleichen Bedingungen geben, denn schon 8 Tage nach dem Einsetzen der Pflänzchen machten sich deutliche Unterschiede im analogen Sinne geltend. Viel später traten die Unterschiede hervor in einer andern Kultur, in der Weizen als Versuchspflanze diente. Es erklärt sich dies wohl sicher aus dem erheblich größeren Vorrat an Reservestoffen im Weizenkorn. Der Versuch wurde abgebrochen am 30. Juli. Ergebnis: Trockensubstanz vom Sand 0,400, vom Granit 0,663, vom Basalt 0,809. Es zeigt sich also auch hier, daß die Pflanze mit der lebhafteren Sekretion (der Hafer), solange sie ohne Störung gedieh, das Gestein, in diesem Falle den Basalt, besser aufzuschließen vermochte.

Ein Übelstand bei diesen Versuchen ist, wie aus den Gesteinsanalysen ersichtlich ist[1]), der geringe Gehalt des Substrats an Schwefelsäure und Chlor. Möglicherweise konnte das mangelhafte Gedeihen der Pflänzchen hierauf zurückzuführen sein.

Ich stellte deshalb noch eine Reihe von Versuchen an mit dem obigen Gestein, dem 5% Gips (Fasergips aus dem mittleren Röt bei Jena) und 7,5% Apatit, der ja meist Cl oder Fl in beträchtlicher Menge enthält, beigemischt wurde. Die Versuchsbedingungen waren sonst dieselben wie vorher. Vegetationsdauer: 13. Juni bis 21. Juli.

	Basalt + Apatit + Gips	Granit + Apatit + Gips	Granit allein
Brassica oleracea	1,80	0,084	0,056
Sinapis alba	1,61	0,078	0,043
Vicia sativa	1,59	—	—
Onobrychis sativa	1,03	0,056	0,042

Weitere Versuche anzustellen war ich wegen Mangel an Gesteinsmaterial z. Z. nicht in der Lage. Soviel ist aber schon aus der Vergleichung der obigen Tabelle mit der vorhergehenden ersichtlich,

1) Analyse des Granits vom Fichtelgebirge nach Osann (Tschermaks Mitteilungen XIX, Neue Folge): SiO_2 80,05; Al_2O_3 9,15; FeO 1,75; MgO 0,64; CaO 1,34; Na_2O 3,32; K_2O 3,63; P_2O_5 0,12. — Analysen vom Leucitbasalt des Laacher-See-Gebiets nach Osann (a. a. O. XX): SiO_2 51,17—48,32; Al_2O_3 9,05—7,55; FeO 24,91—17,53; MgO 7,68—1,14; CaO 14,92—11,48; Na_2O 3,22—1,41; K_2O 2,50—1,78 (die Zahlen bezeichnen die extremsten Werte aus sechs Analysen).



daß bei gleich langer Versuchsdauer wohl zweifellos sich der günstige Einfluß des Zusatzes von Apatit und Gips geltend gemacht haben würde. Aber trotzdem in den letzten Versuchen ein überaus nährsalzreiches Gesteinsgemenge vorlag, blieben die Pflanzen stark in der Entwicklung zurück, die Nährstoffe konnten also nicht genügend aufgenommen werden. Der Senf gelangte zwar auf dem Basalt zur Blüte, zur Fruchtbildung kam es aber nicht. Hervorgehoben muß noch werden, daß auch diesmal die Pflanzen mit lebhafter Säureausscheidung im Vorteil waren, so Weißkohl gegenüber Senf, und Wicke gegenüber Esparsette. Mag auch in diesen Fällen der Aschengehalt der Samen ein merklich verschiedener sein, so werden jedenfalls dadurch die Resultate nicht in erster Linie bestimmt, denn zB. lieferte auf Sand kultivierter Weißkohl nur ein Trockengewicht von 0,070 g, während Senf unter den gleichen Bedingungen nicht erheblich weniger, nämlich 0,064 g lieferte. Es spielt also wohl in allen Fällen die nachträglich aufgenommene Nährsalzmenge eine größere Rolle als die im Samen bereits vorhandene. Es sei noch bemerkt, daß bei der Auswahl der Versuchspflanzen danach gestrebt wurde, Spezies zu benutzen, die sich durch die Säureausscheidung unterscheiden, aber sonst verwandt sind.

5. Tabellarische Übersicht über die Verbreitung des sauren Wurzelsekrets bei verschiedenen Pflanzen.

Die im vorigen Abschnitt gewonnenen Resultate legten die Frage nahe, inwieweit die Verbreitung der Pflanzen mit dem Auftreten oder Fehlen saurer Wurzelsekrete in Zusammenhang zu bringen sei, wobei rückwärts auf die ernährungsphysiologische Bedeutung der letzteren Licht fallen mußte. Zur Beantwortung dieser Frage erschien es geboten, möglichst zahlreiche Pflanzen zu untersuchen. Mit ganzen Pflanzen, die dem Substrat entnommen waren, zu arbeiten, wurde bis auf wenige besonders bezeichnete Fälle vermieden. Denn selbst wenn die Untersuchung dabei auf neugebildete, unverletzte Wurzeln beschränkt wurde, so war doch ein Ausbleiben der Rötung nicht eindeutig, weil, wie Knop nachgewiesen hat, selbst die CO_2-Abgabe nur bei völlig intakten Pflanzen vor sich geht. Es wurde daher, und um möglichst vergleichbares Material zu haben, in allen Fällen mit Keimlingen gearbeitet. Dabei stellten sich gleich einige Mängel ein, auf die schon hier hingewiesen sei.

Es war natürlich wünschenswert, möglichst in allen Fällen nur Charakterpflanzen zur Untersuchung heranzuziehen. Von diesen aber waren mir häufig überhaupt keine Samen zugänglich, in vielen andern Fällen erwiesen sich die Samen als nicht keimfähig (so bei der Mehrzahl der aus verschiedenen botanischen Gärten bezogenen Samen), wobei zu berücksichtigen ist, daß zahlreiche Samen, so die von Umbelliferen, Liliaceen, einigen Papilionaceen u. a. überhaupt schwer und langsam, und solche von Parasiten nur durch besondere Maßnahmen zum Auskeimen zu bringen sind. Ferner ließen sich sehr kleine Samen nicht verwenden, da die von ihnen produzierte Säuremenge leicht unterhalb der Empfindlichkeitsgrenze des Lackmusindikators liegen konnte. Große Vorsicht erfordert endlich das Innehalten des richtigen Feuchtigkeitsgrades. Aus dieser Fehlerquelle dürften die Differenzen abzuleiten sein, die zwischen den Angaben Czapeks (p. 344 a. a. O.) und meinen Beobachtungen bestehen. Ebenso dürfte auch das von Prianischnikow (a. a. O.) behauptete Fehlen saurer Wurzelsekrete bei den Getreidearten hierin seinen Grund haben, denn wenn auch gerade bei Kulturgewächsen häufig eine Varietät den Boden- und Klimaverhältnissen einer Gegend besser angepaßt ist als eine andere, so werden doch bezüglich der Säureausscheidung so große Differenzen, wie sie hier vorhanden sein müßten, kaum vorkommen. Durch den geringsten Feuchtigkeitsüberschuß aber wird oft die an sich geringe Säuremenge gänzlich weggeschwemmt oder doch so sehr verdünnt, daß der Lackmusfarbstoff nicht mehr anspricht. Im allgemeinen verhält es sich so, daß nur einmal, bei 15—17° C., etwa 6—8 Tage nach dem Ausbrechen der Radicula, eine etwaige Säurewirkung zu konstatieren ist. Später ist der Keimling meist schon zu sehr erschöpft, um nochmals ausscheiden zu können. — Über die angewandte Methode sei kurz folgendes bemerkt: Auf schräggestellter Glasplatte lag ein Streifen blauen Lackmuspapiers und darauf die Keimlinge. Dieselben wurden noch mit dünnem Filtrierpapier belegt und nötigenfalls durch eine Gummischnur in ihrer Lage befestigt. Das Ganze stand in einem feuchtgehaltenen Blumentopf, der mit einer Glasplatte bedeckt war. Der Lackmusfarbstoff war durch Auslaugen des Handelspräparates gewonnen und hatte noch einen mehrmaligen Reinigungsprozeß durchgemacht [näheres bei Glaser (10)], wodurch seine Empfindlichkeit merklich erhöht wurde.

Die in der folgenden Tabelle zusammengefaßten Resultate sind alle auf mehrfache Beobachtung gegründet; ich glaube daher, daß

sie mit wesentlichen Fehlern nicht behaftet sein dürften. Ich habe die untersuchten Spezies in drei Gruppen untergebracht, je nachdem sie 1. starke Rötung zeigten, d. h. einen Farbenumschlag in fleischrot, wie er für verdünnte starke Säuren bekannt ist, oder 2. schwache Rötung gaben, die eben sichtbar war, mit dem weinroten Farbenton der CO_2 Ähnlichkeit hatte und beim Erwärmen fast ganz zurückging. Damit soll aber nicht gesagt sein, daß es sich im letzteren Falle nur um die Wirkung der CO_2 handle, vielmehr zeigen viele sehr stark verdünnte Säuren oft ein ähnliches Verhalten. In die dritte Gruppe wurden alle diejenigen Pflanzen gestellt, die den Indikator unverändert ließen. Eine weitere Einteilung, wie ich sie mit Hilfe geleimter Indikatorpapiere, die eine kapillare Fortleitung der Säure einschränken, geben zu können hoffte, war leider unmöglich, da auf derartiger Unterlage die Keimlinge schwerer gleichmäßig feucht zu halten waren.

I. Starke Rötung zeigten:

Pteridophyta:

Asplenium Nidus (Pflanze).

Monocotyledones:

Panicum spec.,
„ *saccharatum*,
Zea Mays,
Avena sativa,
Secale cereale,
Asparagus officinalis.

Dicotyledones:

Choripetales:

Fagus silvatica,
Quercus sessiliflora,
„ *pedunculata*,
„ *Cerris*,
Castanea vesca,
Urtica dioica,
„ *pilulifera*,
Fagopyrum spec.,
Mirabilis Jalapa,
Agrostemma Githago,
Melandryum rubrum,
Cucubalus baccifer,
Silene inflata,
„ *maritima*,
„ *catholica*,
Ranunculus acer,
Glaucium luteum,
Brassica esculenta,
„ *oleracea*
(Rosen-, Grün- u. Weißkohl),
Lupinus Termis,
„ *luteus*,
„ *hirsutus*,
„ *albus*,
„ *hirsutus coeruleus*,
„ *Cruikshanksii*,
„ *angustifolius*,
Cicer arietinum,
Vicia Faba,
„ *sativa*,
„ *sepium*,
Lens esculenta,
Pisum sativum,
Phaseolus multiflorus,

Tropaeolum majus,
Acer Pseudoplatanus,
Balsamina hortensis,
Ipomoea purpurea,
Sempervivum tectorum (Pflanze).

Sympetales:
Cynoglossum officinale,
Borrago officinalis,
Anchusa officinalis,
Cerinthe major,
Echium violaceum,
Galeopsis Tetrahit,
Dipsacus silvester,
Helianthus annuus,
Silybum Marianum,
Lappa minor,
Sonchus maritimus.

II. Schwache Rötung zeigten:

Pteridophyta:
Selaginella helvetica (Pflanze).

Gymnospermae:
Larix europaea.

Monocotyledones:
Triticum vulgare,
Hordeum vulgare,
Avena pratensis,
Bromus maritimus,
Tradescantia erecta.

Dicotyledones:
Choripetales:
Cannabis sativa,
Dianthus caesius,
„ *deltoides,*
„ *Carthusianorum,*
Lychnis flos cuculi,
Brassica Rapa,
Lepidium sativum,
Sinapis alba,
Lunaria biennis,
Geranium pratense,
Linum usitatissimum,
Althaea officinalis,
Lysimachia vulgaris,
Aegopodium Podagraria,
Galium Aparine,
Silybum virens,
Onopordon illyricum,
Crepis biennis,
Lampsana communis,
Tragopogon majus,
Scorzonera humilis,
Hieracium Pilosella.

III. Keine Rötung zeigten:

Gymnospermae:
Pinus silvestris,
„ *montana,*
Picea excelsa,
Abies alba,
„ *sibirica.*

Monocotyledones:
Bromus sterilis,
Festuca elatior,
Lolium perenne,
Dactylis glomerata,
Elymus arenarius,
Festuca arundinacea,
Stipa capillata,
Sesleria coerulea,
Agrostis vulgaris,
„ *canina,*
Eriophorum angustifolium,
Carex arenaria,
Anthericum Liliago.

Dicotyledones:

Choripetales:

Urtica urens,
Ulmus campestris,
Polygonum aviculare,
Rumex acetosella,
Chenopodium album,
„ *hortense,*
„ *spec.*
Obione muricata,
Beta vulgaris,
„ *maritima,*
Blitum cuspidatum,
Atriplex div. spec.,
Betula alba,
Alnus glutinosa,
Stellaria media,
Cerastium arvense,
Silene Armeria,
„ *nutans,*
Lychnis Viscaria,
Gypsophila repens,
Ranunculus Lingua,
Aquilegia vulgaris,
Caltha palustris,
Isatis tinctoria,
Alyssum calycinum,
Hesperis matronalis,
Brassica Napus,
Nasturtium officinale,
Erysimum orientale,
Barbarea vulgaris,
Cytisus Laburnum,
Sarothamnus scoparius,
Ulex europaeus,
Ononis spinosa,
„ *repens,*
Medicago lupulina,
„ *sativa,*
Trifolium pratense,
Trifolium fragiferum,
„ *repens,*
„ *hybridum,*
„ *incarnatum,*
Anthyllis Vulneraria,
Robinia Pseudacacia,
Astragalus Cicer,
Onobrychis sativa,
Geranium Robertianum,
Euphorbia Cyparissias,
„ *Peplus,*
Helianthemum vulgare,
Gaura biennis,
Eryngium maritimum,
„ *coeruleum,*
„ *campestre,*
Cicuta virosa,
Libanotis montana,
Jasione montana.

Sympetales:

Plantago major,
„ *media,*
Knautia arvensis,
Scabiosa Columbaria,
„ *suaveolens,*
Teucrium montanum,
„ *Botrys,*
Calamintha Acinos,
Origanum vulgare,
Erigeron acris,
Gnaphalium dioicum,
Helichrysum arenarium,
Galinsoga parviflora,
Achillea Ptarmica,
„ *Millefolium,*
Senecio vulgaris,
Anthemis tinctoria,
Carlina vulgaris,
„ *acaulis,*

Carduus nutans,
„ *crispus,*
Onopordon Acanthium,
Centaurea Cyanus,
„ *Scabiosa,*
Cirsium arvense,
„ *oleraceum,*
Cirsium olerac. × *palustr.,*
Cichorium Intybus,
„ *Endivia,*
Sonchus oleraceus,
„ *palustris,*
Hieracium silvaticum.

6. Bemerkungen zur Tabelle.

Wenn man versuchen will, eine Erklärung der in der vorstehenden Liste zusammengestellten Fakta zu geben, so wird es darauf ankommen, die festgestellten Besonderheiten in Beziehung zu bringen, einmal zu anderen ernährungsphysiologischen und biologischen Merkmalen der Pflanze, besonders dem Bau und Umfang des Wurzelsystems, der Ausbildung der Wurzelhaare, sowie der Wasserdurchströmung der Pflanze, andererseits auf die physikalische Beschaffenheit und den chemischen Bestand des Substrats, dem sie angepaßt ist. In einigen besonderen Fällen wurde auch auf die Verpilzung der Wurzeln Rücksicht genommen. — Eine Verwertung und Berücksichtigung aller dieser Merkmale aber war mir nur in verhältnismäßig wenigen Fällen möglich, denn die meisten der aufgeführten Arten sind bodenvag und außerdem bietet die über die Morphologie und Biologie des Wurzelsystems vorliegende Literatur wenig für unseren Zweck verwertbares Material. Die folgenden Ausführungen werden daher notwendig einen fragmentarischen Charakter tragen müssen.

Bei der Durchsicht der ersten Abteilung unserer Tabelle wird es zunächst auffallen, daß sich dort die raschwüchsigsten der untersuchten Pflanzen finden: *Cucurbita Pepo*, *Balsamina*, *Zea Mays*, *Helianthus*, *Phaseolus*, *Tropaeolum*, *Fagopyrum*, *Lappa*. Die lebhafte Säureausscheidung ermöglicht es diesen Gewächsen, während ihrer relativ kurzen Vegetationsdauer zu der nötigen Nährsalzmenge zu gelangen.

Besondere Beachtung verdient das Verhalten der aufgeführten Gramineen. Starke Aziditätswirkung zeigen *Secale* und *Avena*, einen merklich weniger intensiv roten Farbenton lieferten *Hordeum* und *Triticum*. Berücksichtigen wir hierbei die Erfahrungen der Landwirte (32), so ergibt sich ein deutlicher Zusammenhang zwischen

Säureabgabe und Ansprüchen an den Boden. Leider liegen genauere Angaben über das Bedürfnis der Kulturpflanzen an den einzelnen Nährsalzen wenig vor. Exakte Versuche fehlen nach Godlewski (11) bisher fast ganz. Letzterer Forscher, dies sei hier noch bemerkt, konnte aus seinen Feldversuchen (a. a. O., p. 56) schließen, daß Roggen ein stärkeres K-Bedürfnis hat als Gerste, ein Resultat, welches auch für unsere Frage von Interesse ist, da sich ja auch bezüglich der Säureausscheidung Unterschiede zeigen, die ein solches Verhalten z. T. erklärlich erscheinen lassen. Sonst läßt sich noch ganz allgemein sagen, daß Hafer und Roggen, die kräftig sezernieren, auch noch auf dürftigerem Substrat anbaufähig sind, während Gerste und Weizen, die, wie schon erwähnt, eine weniger starke Ausscheidung von Wurzelsäure zeigen, einen tiefgründigen, nährsalzreichen Boden verlangen, „Weizenboden". Mais, bei dem ich ebenfalls eine starke Rötung des Indikators bemerkte, verdankt jedenfalls ihr zum guten Teil seine Fähigkeit, auf jedem Boden zu gedeihen, denn sein Wurzelsystem, wenn es auch weit verzweigt ist (16), vermag nicht in die tieferen, nährsalzreicheren Bodenschichten vorzudringen, es ist vielmehr ausschließlich an wenig tiefgründiges Substrat angepaßt. — Im Anschluß hieran sei nochmals auf das bereits gestreifte Verhalten der Hirse hingewiesen. Sie ist eine Pflanze, die zu einer intensiven Ausnützung der ärmeren Substrate befähigt ist. Dazu dürften ihr vermutlich einige ihrer bekannten biologischen Merkmale beihelfen. Zunächst sei an das umfangreiche, mit zahlreichen Haaren besetzte Wurzelsystem erinnert. Sodann kann die Hirse, selbst wenn ihr durch dieses Wurzelsystem nur sehr verdünnte Lösungen zugeführt werden, doch größere Mengen von Nährsalzen gewinnen, da bei ihr die Wasserabgabe durch die Blätter in flüssiger wie in Dampfform besonders reichlich vor sich geht. Außerdem darf man wohl annehmen, daß die erhebliche Säuresekretion keine Zufälligkeit ist, sondern daß auch sie der Pflanze ganz wesentlich das gute Gedeihen auf dürftigem Boden ermöglichen wird.

Alle übrigen Gräser zeigen mit wenigen Ausnahmen eine Säureausscheidung nicht, obwohl sie, wie aus der landwirtschaftlichen Literatur (33) ersichtlich ist, recht verschiedene Ansprüche an den Boden stellen. Offenbar genügt hier das reichverzweigte, mit vielen Haaren besetzte Wurzelsystem in Verbindung mit den wassersezernierenden Organen, um den Nährsalzbedarf auch bei geringem Aufschließungsvermögen zu decken. Beachtenswert erscheint aber

die Bemerkung von Strecker (33), p. 3, wonach die Wiese der Düngung viel nötiger bedarf als der Ackerboden und es nur der relativ langen Vegetationsdauer der Wiesengräser zu danken ist, daß auch ungedüngte Wiesen noch Erträge geben. Nach Strecker entnehmen die Gräser ihre Nährstoffe zum größten Teile dem Grundwasser, denn durch Tieferlegung desselben wird die Wiese oft weniger erträglich, ganz gegen die Erwartung des Landwirts.

Zur Erklärung des abweichenden Verhaltens, wie es die Getreidearten zeigen, ließe sich vielleicht an die jahrtausendelange Kultur dieser Spezies denken. Während derselben zielte ja eine künstliche Zuchtwahl fortwährend auf erhöhte Material-, besonders Körnerproduktion ab, und das mag vielleicht auch eine größere Ausnutzungsfähigkeit dem Boden gegenüber, eine Steigerung der Säureausscheidung mit sich gebracht haben. — So gesucht eine solche Erklärung erscheinen mag, so glaube ich ihr doch einige Wahrscheinlichkeit zusprechen zu dürfen auf Grund entsprechender Erfahrungen der Landwirte. Fruwirth (9) zB. fand, daß Kartoffeln, von einer Bodenart auf eine andere übertragen, erst nach einigen Jahren die frühere Höhe des Ernteertrages geben. Es handelt sich hier wahrscheinlich um eine allmähliche Anpassung des Wurzelsystems. Für die morphologischen Merkmale ist dies längst bekannt. Ich selber könnte auf ein Versuchsergebnis hinweisen, wo ein und derselbe Keimling, je nachdem er über mit $CaCO_3$ bestrichene oder davon freie Partien von Filtrierpapier hinwuchs, ganz verschiedene Länge der Wurzelhaare aufwies. Daß sich die Anpassung auch auf die Sekretion erstreckt, liegt zu verneinen wohl kein Grund vor. Im Gegenteil ist es wahrscheinlich, daß, analog wie bei den Pilzen, die Säureausscheidung ein selbstregulatorischer Vorgang ist und somit in hohem Grade auch von den dargebotenen Nährstoffen abhängt. Einer experimentellen Behandlung der Frage dürften freilich aus zahlreichen Gründen weit größere Schwierigkeiten im Wege stehen als bei den Pilzen.

Bemerkenswert dürfte die Sekretion bei *Bromus maritimus* sein, im Gegensatz zu *Bromus sterilis*. Es ist vielleicht berechtigt, bei der ersteren an die Eigenschaft des Meerwassers, die Nährsalzgewinnung zu erschweren, zu denken, umsomehr als ein ähnliches Verhalten bei *Sonchus maritimus* gegenüber *S. oleraceus* und *palustris* wiederkehrt. Sodann sei auf die Caryophylleen hingewiesen. Bei dieser Familie ist nach den bisherigen Ergebnissen eine Beziehung zwischen Säureproduktion und Wasserdurchströmung

(vgl. Stahl a. a. O.) besonders gut ausgeprägt. Die stark rötenden *Cucubalus*, *Agrostemma* und *Melandryum* zeigen eine Wasserabgabe durch Hydathoden nur in der Jugend, *Dianthus* überhaupt nie. Bei letzteren Pflanzen ist die geringere Säureabgabe wohl nur auf die Kleinheit der Samen und damit der Keimwurzeln zurückzuführen; bezüglich der ersteren, die übrigens auch noch durch schnelleres Wachstum ausgezeichnet sind, ist vielleicht mit zunehmendem Aufschließungsvermögen die bis dahin sehr wertvolle Hydathodentätigkeit entbehrlich geworden, da nunmehr konzentriertere Nährsalzlösungen in die Pflanze gelangten. Im Gegensatz hierzu lassen diejenigen Caryophylleen mit starker Wasserdurchströmung: *Cerastium arvense*, *Gypsophila repens*, *Silene nutans*, *Stellaria media*, jede Säureproduktion vermissen.

Ein besonderes Interesse beanspruchen die Papilionaceen. Dieselben zerfallen, wie aus der Tabelle ersichtlich ist, in zwei gänzlich verschiedene Gruppen. Während die Gattungen *Lupinus*, *Vicia*, *Phaseolus*, *Pisum* und *Ervum* starke Säureausscheidung zeigen, bleibt sie bei sämtlichen untersuchten Arten von *Trifolium*, *Medicago* und *Onobrychis* aus.

Ein Grund für dieses Verhalten ist vielleicht in dem verschiedenen Kalkbedürfnis der betreffenden Pflanzen zu vermuten. Es ist durch die landwirtschaftliche Praxis festgestellt, daß auf alle Kleearten eine Kalkdüngung günstig wirkt, und ebenso gedeiht *Onobrychis* auf Kalkboden vorzüglich, während eine Zufuhr von Kalk zB. bei *Vicia*, *Pisum* und *Ervum* ohne erheblichen Erfolg ist, ja sogar, wie bei zahlreichen *Lupinus*-Arten, schädlich sein kann. *Lupinus* ist in der großen Mehrzahl seiner Arten kalkfliehend und dies läßt sich vielleicht damit erklären, daß in einem $CaCO_3$-reichen Boden fortwährende Neutralisation der Säure eintritt, was schließlich zu einer Erschöpfung der Pflanze führen kann.

Aber noch ein anderer Gesichtspunkt läßt sich zur Erklärung heranziehen. Klee stellt, wie die Erfahrung der Landwirte lehrt, hohe Ansprüche an den Boden, derselbe muß locker und gut gedüngt sein. Dementsprechend ist auch das Wurzelsystem ausgebildet. Kraus (16) bemerkt, daß das Wurzelsystem der *Trifolium*- und *Medicago*-Spezies übereinstimmenden Bau aufweist und nicht zu einer intensiven Ausnutzung des Bodens befähigt ist. Die stark rötenden Papilionaceen kommen wohl alle noch auf dürftigerem Substrat fort. Insbesondere *Ervum Lens* und *Lupinus* baut der Landwirt gern auf Äckern, die für andere Gewächse ungeeignet

sind. Eine scheinbare Ausnahme bilden *Onobrychis* und *Anthyllis*, die trotz mangelnder Ausscheidung den Boden intensiv ausnützen können. Die Erklärung liefert bei beiden die abweichende Ausbildung des Wurzelsystems: *Onobrychis* dringt in die tiefer gelegenen, im allgemeinen nährsalzreicheren Schichten vor („Tiefwurzler"), und über *Anthyllis* sagt Kraus, diese Pflanze habe „eine reiche Befaserung, die eine intensive Ausnutzung des Bodens ermöglicht". — Inwieweit bei dieser Familie die Wasserdurchströmung mit der Säuresekretion in Beziehung zu setzen ist, darüber werden spätere Untersuchungen zu entscheiden haben.

Die starke Säureausscheidung der untersuchten Borragineen dürfte aus ihren standörtlichen Verhältnissen erklärlich sein. Sie bewohnen meist trockene Hänge und müssen daher, wenn einmal die nötige Feuchtigkeit zu Gebote steht, sich mit energischen Mitteln ihre Nährsalze verschaffen. Außerdem handelt es sich hier um starkwüchsige Pflanzen mit oft kurzer Vegetationsdauer.

Nicht unerhebliche Schwierigkeiten macht es, das Verhalten der Cruciferen zu verstehen. Besonders sind Unterschiede, wie sie zwischen *Brassica esculenta* und *oleracea* einerseits und *Sinapis alba* anderseits bestehen, nicht leicht erklärlich. Abweichungen im Bau des Wurzelsystems oder der Wasserdurchströmung sind mir zwischen beiden nicht bekannt geworden; eine Vergleichung der Bodenansprüche liefert ein widersprechendes Resultat. Dagegen läßt sich bei Raps *(B. napus)* und Rübsen *(B. rapa)* die Säuresekretion mit den Erfahrungen der landwirtschaftlichen Praxis in Beziehung setzen. Rübsen kann bekanntlich noch auf weniger gutem Boden mit Nutzen gebaut werden, während dies bei Raps nicht möglich ist. Der erstere weist noch deutlich saures Sekret auf, bei letzterem fehlt es. — Den übrigen Cruciferen kommt also offenbar eine größere Rolle bei der Aufschließung des Bodens, abgesehen natürlich von der Wirkung, die die Atmungskohlensäure der Wurzel hervorbringt, nicht zu, wohl aber dürften sie durch den großen Umfang des Wurzelsystems befähigt sein, als Nährstoffsammler zu wirken. Ihr Nutzen bei der Verwendung zur Gründüngung dürfte dann wohl darin bestehen, daß die Salze aus den tieferen Bodenschichten, die für zahlreiche andere Pflanzen nicht erreichbar sind, mehr an die Oberfläche befördert werden.

Von den übrigen Pflanzen mit starker Säureausscheidung seien nur noch die beiden *Urticae (U. dioica* und *pilulifera)* erwähnt, deren Verhalten im Vergleich zu *Urtica urens* interessant erscheint.

Alle drei Spezies sind an nährsalzreiches Substrat angepaßt, aber in weit größerem Maßstab *U. urens*, und dies steht wohl in Zusammenhang mit der bei ihr fehlenden Säureabgabe. — Es sei im Anschluß daran erwähnt, daß schwache oder gänzlich fehlende Sekretion für viele Nitratpflanzen charakteristisch zu sein scheint. Besonders die untersuchten Chenopodien, Amaranthaceen und Polygonaceen bestätigen das Gesagte, als Ausnahme können nur *Urtica dioica* und *pilulifera* gelten.

Über die untersuchten Waldbäume ist in diesem Zusammenhange nicht viel zu sagen. Die Buche speichert nach Ramann (28) im Holz bedeutende Mengen von Nährsalzen auf (3676 g im Festmeter). Ähnliche Mengen finden sich bei der Eiche (3759 g), wenn auch die Mengenverhältnisse der einzelnen Nährsalze etwas andere sind. Der Aschengehalt im Holz der Birke ist erheblich geringer (1792 g). Es besteht also hier ein Parallelismus zwischen Aschengehalt und Säureabgabe. Nicht zu vergessen ist aber, daß die Robinie, die nach Ramann weitaus das aschenreichste Holz besitzt, eine merkliche Sekretion nicht aufweist. Ganz besonders auffallend ist hier der Gehalt an P_2O_5 (385 g im Vergleich zu 141 bei der Birke, 122 bei der Eiche und 223 bei der Buche). Es zeigt sich also, daß wir bei der Lösung unserer Frage noch sehr in den Anfängen stehen, und daß es besonders kaum möglich sein dürfte, die Wurzelsäure als ausschlaggebenden Faktor für die Gewinnung eines besonderen Nährstoffes anzusprechen.

Die Pflanzen mit schwächerer Säureabgabe sind der Mehrzahl nach bereits im vorigen erwähnt. Ich möchte nur noch darauf hinweisen, das das Verhalten von *Althaea officinalis* und *Linum usitatissimum* mit den Erfahrungen der Landwirte gut vereinbar ist. Beide verlangen einen ziemlich nährsalzreichen Boden, der nach Kraus von *Linum* relativ schwach ausgenutzt wird. Das Wurzelsystem von *Linum* besteht aus einer dünnen Hauptwurzel, an die zahlreiche kurze, feine Nebenwurzeln ansetzen. Interessant erscheint es, daß *Althaea* noch geringe Mengen von Säure abgibt, während *Malva silvestris* als typische Ruderalpflanze diese Fähigkeit nicht besitzt.

Bei der Durchsicht der dritten Tabelle dürfte es auffallen, daß dorthin eine verhältnismäßig sehr große Anzahl von Pflanzen gehören. Viele derselben zeigen Wurzelverpilzung (31). Es stellt sich das Verhältnis derjenigen Pflanzen mit Mycorrhizen zu denen ohne dieselben auf 24 : 18, wobei die letzteren sich eigentlich nur

auf zwei Familien (Gramineen und Caryophylleen) verteilen. Wie weit jedoch beide Fragen verknüpft werden können, darüber müßten umfangreichere Arbeiten Aufschluß geben. Sodann ist bemerkenswert, daß die untersuchten typischen Sandpflanzen unserer Flora, *Jasione*, *Helichrysum*, *Sarothamnus*, *Ulex*, *Gnaphalium dioicum* und verschiedene *Hieracium*-Spezies vom gleichen Standort nicht sezernieren. Diese Pflanzen sind wahrscheinlich größtenteils auf die Salze der in diesem Boden besonders leicht zirkulierenden Lösungen angewiesen, die, wie zahlreiche Analysen ergeben, oft weit konzentrierter sind, als man gewöhnlich annnimmt. Eine lebhafte Sekretion würde bei diesen Pflanzen vielleicht eher zur Erschöpfung führen, als daß es ihnen gelänge, in dem schwer zersetzlichen, durch geringe Absorptionsfähigkeit ausgezeichneten Boden wesentliche Mengen von Nährsalzen löslich zu machen. Gerade auf die auch für unsere Frage bedeutungsvolle geringe Absorptionsfähigkeit des Sandbodens wird ebenfalls vom Landwirt Rücksicht genommen, indem er diesem Boden eine auf mehrere Jahre berechnete Düngung nicht gibt. — Die außerdem noch aufgeführten zahlreichen Compositen finden sich in der Mehrzahl auf Ackerland oder an Wegerändern, also an Orten, wo ihnen Nährsalze in reichlicher Menge zur Verfügung stehen, sie also einer aufschließenden Säure jedenfalls entraten können. *Cirsium* und *Ononis* gelten ja oft als Bonitierungspflanzen.

Fassen wir also das Vorhergehende kurz zusammen, so ergibt sich, daß in der Regel der Nutzen des sauren Wurzelsekrets für die Pflanze zweifellos einzusehen ist, daß es aber auch nicht wenige Fälle gibt, die der Theorie sich nicht ohne weiteres einfügen lassen; so besonders in der Familie der Cruciferen. Immerhin aber dürfte als feststehend gelten, daß für die Sekretion nicht maßgebend ist die Menge der im Samen angehäuften Reservestoffe, denn in zahlreichen Fällen zeigt der aus einem kleinen Samen hervorgegangene Keimling (Hirse, *Silene spec.*, *Galeopsis Tetrahit*) stärkere Säureabgabe als die aus größeren hervorgewachsenen (*Cytisus*, *Ulex*, *Cirsium*, *Centaurea*). Ferner ist das saure Sekret nicht notwendig an das Vorhandensein von Wurzelhaaren gebunden, also nicht etwa als ein regelmäßiger vorhandener Ausfluß aus denselben nach dem Absterben oder nach Verletzungen zu denken. So zeigen *Hyacinthus* und *Salix spec.* (Adventivwurzeln aus abgeschnittenen Sprossen) und *Glaucium*, die gar keine oder nur geringe Behaarung aufweisen, deutlich saure Reaktion des Sekrets, und anderseits ließen viele

der mit dichtem Wurzelhaarbesatz versehenen Gramineen, Compositen und Cruciferen das Auftreten von Säuren vermissen. Wohl aber ist hervorzuheben, daß der Ort der Sekretion augenscheinlich stets zusammenfällt mit der von Kny (27) so bezeichneten Hauptaufnahmezone für die Nährsalze. Letztere beginnt nach genanntem Forscher einige mm scheitelwärts von der Ansatzstelle der ersten Wurzelhaare und dort tritt auch in der Regel die erste Rötung auf. — Interessant ist es ferner, daß, wie von Maxwell (20) festgestellt ist, die Wurzeln verschiedener Pflanzen in verschiedenem Grade säureempfindlich sind. Die größte Empfindlichkeit zeigen die ja selbst nicht sezernierenden Cruciferen. Widerstandsfähiger sind schon Lupinen, Bohnen, Weizen, Hafer und Wicken. Sehr widerstandsfähig erwies sich nach Maxwell die Hirse. Also auch hier finden sich Verhältnisse, wie sie durch unsere Tabelle nahegelegt wurden.

Wird durch alle derartigen im vorigen aufgeführten Momente auch eine ernährungsphysiologische Bedeutung der sauren Sekrete wahrscheinlich gemacht, so ist es doch auffallend, daß die Zahl der Pflanzen, die keine Wurzelsäure produzieren, oder genauer gesagt, bei denen die Menge der möglicherweise produzierten Säure nicht hinreicht, um den Lackmusfarbstoff zu verändern, eine so große ist. Für alle diese Gewächse müßte man also annehmen, daß sie ihren Nährsalzbedarf aus den im Boden zirkulierenden Lösungen zu decken vermöchten oder daß für sie die Kohlensäure als aufschließendes Agens genügend ist. Dies aber erscheint mir beides wenig wahrscheinlich, denn wie sich einmal aus den Analysen der Drain- und Quellwässer ergibt, enthalten diese oft von den wichtigsten Nährstoffen nur geringe Spuren und selbst in der Nachbarschaft der verwitternden Mineralien dürfte die Konzentration der Lösungen kaum genügend steigen. Anderseits ist bekannt, daß viele der wichtigsten Mineralien der Kohlensäure gegenüber durch sehr große Widerstandsfähigkeit ausgezeichnet sind. So ist der Apatit nach Dietrich (8) erst in 96570 Teilen CO_2-haltigem Wasser löslich. Die Bedeutung der Kohlensäure wird, wie ich glaube, häufig auf Grund der Sachsschen Versuche mit Marmorplatten überschätzt. Ich vermute daher, daß noch andere Faktoren, die eine intensivere Wirkung zu entfalten vermögen, die höheren Pflanzen in ihrem Nährsalzerwerb unterstützen.

7. Pilzkulturen auf Mineralien.

Nachdem die Versuche über die Angreifbarkeit verschiedener Mineralien in kompakten Stücken durch Pflanzenwurzeln zu den obigen Resultaten geführt hatten, prüfte ich das Verhalten dieser Platten gegenüber der Einwirkung von Pilzen. Die Versuche wurden zunächst in der Weise vorgenommen, daß die polierten Stücke mit frischem Laub- und Nadelwaldhumus belegt wurden. Im schwach temperierten Raume sproßten dann nach 8—10 Tagen reichlich Pilzhyphen hervor, die in kurzer Zeit sich über das ganze Mineral ausbreiteten. Nach 3 Wochen wurde der Humus entfernt und nun zeigte sich, daß Apophyllit, Wollastonit, Marmor und Apatit merklich angegriffen waren. Besonders beim Marmor, wo übrigens die Anätzungserscheinungen schon nach wenigen Tagen sichtbar waren, zeichnete sich der Verlauf der Hyphen sehr deutlich ab. Die Furchen waren viel tiefer und schärfer ausgeprägt, als ich es nach der Einwirkung von Wurzeln höherer Pflanzen habe konstatieren können.

Ein nicht minder deutliches Resultat wie bei den Humuskulturen mit nicht näher bestimmten Pilzmycelien erhielt ich bei Verwendung von *Penicillium glaucum*. Ich brachte schwach konzentriertes Pflaumendekokt in Tropfen auf die Mineralien. Sodann wurde mit *Penicillium*-Sporen infiziert und das Ganze im feuchten Raum aufgestellt. Nach 14 Tagen wurden die Pilzrasen abgespült und nun zeigte sich, daß die betreffenden Stellen bei den vorher aufgeführten Mineralien und außerdem beim Elaeolith ($NaAlSiO_4$) gänzlich die Politur verloren hatten. Kontrollversuche, die in einem mit Chloroformdämpfen erfüllten Raum aufgestellt waren, ergaben, daß der saure Pflaumensaft allein keine oder nur schwache Anätzung hervorzurufen vermochte. Damit war gleichzeitig so gut wie sicher erwiesen, daß auch bei den vorhergehenden Versuchen nicht etwa die Humussäuren, sondern Mycelien die Korrosion bewirkt hatten.

Besonders interessant erscheint mir die Angreifbarkeit des Apophyllits (wasserhaltiges KCa-Silikat) durch die Pilze, die offenbar größer ist als die der Feldspäte. Vielleicht läßt sich dies Ergebnis als Stütze der Zeolith-Theorie der Landwirte heranziehen, wonach den aus den Feldspäten, sowie aus den Feldspatvertretern Leucit und Nephelin bei der Verwitterung entstehenden wasser-

haltigen Silikaten, den Zeolithen eine Hauptrolle als Alkaliquelle der Pflanzen zugeschrieben wird. Ob andere Zeolithe ein analoges Verhalten zeigen, konnte ich nicht feststellen, da mir Kristalle mit genügend großen Flächen nicht zur Verfügung standen, doch sind Gründe für ein abweichendes Verhalten derselben nicht einzusehen (17).

8. Pilzkulturen auf gepulvertem Gestein.

Nach den Ergebnissen mit höheren Pflanzen war zu vermuten, daß die Resultate auch hier noch deutlicher werden mußten, wenn, analog wie bei den Keimlingen, Gesteinspulver angewandt und den Pilzen somit eine größere Angriffsfläche dargeboten wurde. Freilich mußte bei diesen Versuchen außer dem Nitrat noch organische Substanz in leicht aufnehmbarer Form beigegeben werden. Ich verwandte in allen Fällen eine Lösung mit 2,5 % chemisch reinem kristallisiertem Traubenzucker + 0,25 % NH_4NO_3. Mit etwa 30 Tropfen dieser Lösung wurde eine kleine Menge des betreffenden Gesteins (etwa 15 g) durchtränkt und nun die verschiedenen Kulturen mit *Mucor Mucedo*, *Mucor stolonifer* und *Penicillium glaucum* geimpft. Die Gefäße wurden unter eine Glasglocke gestellt, die ihrerseits in einer mit Wasser gefüllten Schale stand. Das Eindringen von Staub und fremden Sporen wurde damit nach Möglichkeit vermieden. Sämtliche Gefäße und Lösungen waren natürlich sterilisiert worden. — Nach durchschnittlich 3—5 Tagen zeigte sich auf allen Basaltkulturen eine beginnende Verpilzung. Nach 8 Tagen hatten alle drei Spezies das Gestein dicht überzogen und nach Verlauf von ca. 14 Tagen war überall reiche Sporangien- bezw. Konidienträgerbildung zu konstatieren. Wurde hin und wieder eine Menge Traubenzucker- und Nitratlösung zugeführt, so ging die Weiterentwicklung der Pilze ohne Störung fort, ein Zeichen dafür, daß die Pilze ohne Schwierigkeiten dem Gestein die nötigen Nährsalze entnehmen konnten.

Die Kulturen auf Granit zeigten zunächst keine Spur von Pilzbildung, sodaß ich glaubte, die Infektion sei ungenügend gewesen, und neue Kulturen ansetzte. Aber auch diesmal zeigte sich erst nach ca. 3 Wochen ein feiner Überzug, der mit der Zeit etwas dichter wurde, aber immerhin erheblich hinter dem der Basaltkulturen zurückblieb. Bemerkenswert ist, daß die Pilzbildung stets auf den Feldspat- und Glimmerfragmenten begann. In einer dritten

Serie von Gläsern, die mit Quarzsand beschickt war, im übrigen gleiche Behandlung erfahren hatte, konnte ich zunächst unter keinen Umständen irgend welchen Überzug bemerken. Erst nach längerem Stehen, wohl nachdem beim Öffnen Staubteilchen in die Kultur gelangt waren, siedelten sich hier und da sehr kleine Schimmelrasen an. Es ergibt sich mithin aus den Versuchen, daß *Penicillium*, *Mucor Mucedo*, *Mucor stolonifer* sowie andere Pilze aus dem Waldhumus imstande sind, aus frischem unverwittertem Gestein, dessen chemischer Bestand ein entsprechender ist, ihren Nährstoffkonsum zu decken. — Der Einwand, daß durch den etwa unreinen Zucker anorganische Nährstoffe zugeführt sein könnten, wurde durch die Vergleichsversuche mit Sand widerlegt. Ebenso ist die in den Sporen vorhandene Aschenmenge nicht hinreichend gewesen für eine merkliche Entwicklung, wie sich auch aus den Sandkulturen ergibt. Letzteres war zu erwarten, denn nach Cramer (6) enthalten *Penicillium*-Sporen nur 1,9 % Asche.

In einer Reihe weiterer Versuche bemühte ich mich, über das Verhalten der Pilze unverwittertem Muschelkalk gegenüber näheres zu erfahren. Die Kulturen wurden wieder in der oben beschriebenen Weise angesetzt. Das Gesteinsmaterial wurde für einige Versuche den Terebratula-Schichten, für andere dem Wellenkalk entnommen. Es wurde diese Auswahl getroffen, weil die ersteren Schichten infolge ihres Fossilreichtums für nährstoffreicher als die letzteren gelten. Besonders sollen sie durch hohen P_2O_5-Gehalt ausgezeichnet sein. Ich habe jedoch auf keiner der Kulturen eine Spur von Verpilzung erhalten können. Es fragte sich nun, da genaue Analysen des Gesteins mir nicht zur Verfügung standen, ob die Entwicklung des Pilzes durch Nahrungsmangel gehindert worden war oder ob das Kalziumkarbonat direkt schädigend gewirkt hatte. Ich vermute das letztere, denn in einer neuen Kultur, in welcher dem Pilz ein Gemenge von Basalt und Kalkstein zu gleichen Teilen dargeboten wurde, trat eine Pilzvegetation nur auf den Basaltpartikeln auf und blieb auch dort viel schwächer als auf dem reinen Basalt. Freilich konnte in diesem Falle der Kalk nur als Verdünnungsmittel gewirkt haben, ich möchte daher mehr Gewicht auf den folgenden Versuch legen. Gekörnelter Kalkstein wurde mit Pflaumendekokt getränkt und dann *Penicillium* zugebracht. Dasselbe geschah in einem Kontrollgefäß, nur daß an Stelle des Gesteins Quarzsand verwendet wurde. Pilzbildung trat naturgemäß in beiden Gläsern reichlich ein, und auch die weitere Entwicklung

vollzog sich zunächst ohne merkliche Unterschiede. Nach ca. 8 Wochen aber blieben die Pilze auf dem Kalk deutlich zurück. Es scheint also in der Tat dieses Gestein einen nachteiligen Einfluß auf die Pilze ausgeübt zu haben. Vielleicht ist das Zurücktreten der Pilze auf Muschelkalkboden in den Wäldern bei Jena auf ähnliche Ursachen zurückzuführen. Für die Zerlegung des Kalksteins kann man mithin den Pilzen eine ausschlaggebende Rolle wahrscheinlich nicht zuschreiben, es dürfte hier auch die Wirkung der Kohlensäure durchaus genügend sein.

Bemerkenswerter ist schon bei den mit Gesteinsplatten angestellten Versuchen die Unwirksamkeit der Pilze gegenüber Feldspat und Glimmer. Aber vielleicht war hier nur die Versuchsdauer eine zu kurze. Angegriffen werden schließlich von den Pilzen auch diese Mineralien, das ergeben die Beobachtungen von Bachmann[1]). Derselbe fand, daß Granitflechten (*Aspicilia gibba* u. a.) in das Innere des Glimmers vordringen und zwar folgen die Hyphen dabei dem Verlauf der Spaltungsrisse. Die Richtung der Hyphen soll besonders dadurch bestimmt werden, daß im Glimmer dem mechanischen Minimum auch ein chemisches entspricht, daß also in der Richtung der Spaltungsrisse auch die Löslichkeit am größten ist. Ein Eindringen des Pilzes in Feldspat konnte Bachmann nicht feststellen; aber auch dieses Mineral dürfte, wie aus meinen Versuchen mit zerkleinertem Granit hervorgeht, bei längerer Einwirkung zersetzt werden. Bemerkenswert ist, daß diese Ergebnisse in Übereinstimmung stehen mit den bekannten Beobachtungen Treubs am Krakatau, wonach frische Lavamassen stets zuerst von Flechten besiedelt werden, denen viel später die höheren Pflanzen folgen. Nicht zu übersehen ist dabei die außerordentlich große mechanische Wirkung, wie sie sich beim Eindringen der Pilze in feste Körper geltend macht (22), aber auch eine bedeutende chemische Wirkung muß von den Hyphen ausgeübt werden, denn die Widerstandsfähigkeit des Glimmers gegen schwächere Säuren ist bekannt.

9. Über die von Pilzen produzierten Säuren (im Anschluß an die vorliegende Literatur).

Daß in der Tat eine sehr reiche Säureabgabe bei Pilzen stattfinden kann, zeigte sehr deutlich der folgende Versuch. Ein Stück Lackmuspapier wurde mit Ammonnitrat-Traubenzuckerlösung durch-

tränkt und auf einer Glasplatte im feuchten Raum aufgestellt. Bereits 3 Tage nach der Infektion mit *Penicillium* zeigte sich eine derartige Rötung des Papiers, wie sie durch 180 Balsaminenkeimlinge während 12tägiger Versuchsdauer nicht entfernt bewirkt worden war. Es sei bemerkt, daß bei dem wiederholt angestellten Versuch die Rötung stets von den infizierten Stellen ausging und sich erst nach und nach über andere Teile des Papiers ausbreitete. Dabei blieb die Hyphenentwicklung, wohl weil die übrigen Nährstoffe fehlten, sehr schwach. Es ist wohl bei normalem Wachstum des Pilzes eine noch stärkere Ansäuerung zu erwarten. Bei diesem Versuch konnte auch mit weniger Mühe als bei den Keimlingen die Natur der Säure bestimmt werden. Es ergab sich sehr deutlich das Vorhandensein von Oxalsäure. Diese Säure aber ist nach Zopf (30) im Pilzreich außerordentlich verbreitet. Seit ihrer ersten Entdeckung durch de Bary (2), der sie als K-Salz in Kulturen von *Peziza sclerotiorum* vorfand, wurde sie bald darauf von Du Claux (4) als Ausscheidungsprodukt von *Aspergillus* festgestellt. Durch weitere Untersuchungen von Hansen und Zopf wurde ihr Vorkommen dann noch in zahlreichen anderen Fällen erwiesen. Die ausführlichsten Studien besonders über die Mengenverhältnisse der produzierten Säure verdanken wir Wehmer (25). Es sei aus den Arbeiten dieses Forschers nur folgendes erwähnt: Die Oxalsäure ist ein unter den mannigfachsten Verhältnissen entstehendes Sekret, das seiner Entstehung nach als ein Zwischenprodukt bei der Atmung zu betrachten ist. Die produzierte Menge hängt wesentlich ab von der Art der Ernährung, besonders von der C-Quelle. Bei ungünstiger Ernährung wird relativ mehr Säure gebildet als bei günstiger, es liegt also eine Art selbstregulatorischer Vorgang vor. Durch Zusatz von Salzen schwacher Säuren, durch welche eine Bindung der Oxalsäure bewirkt wird, erfährt ihre Produktion eine Steigerung. — Die Bedeutung dieser Resultate Wehmers für unsere Frage leuchtet unmittelbar ein. Über die Wirkung der Oxalsäure auf Gesteine liegen außer einer Arbeit von Lind (Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXII, p. 630) keine Daten vor. Nach ihm ist die Wirkung der Säure auf Marmor eine ähnliche wie die der Kohlensäure. Das entstehende Ca-Oxalat löst sich ab und setzt sich in Form eines feinen Pulvers zu Boden. Kommt es auch natürlich so nicht zu einer Lösung des Kalkes, so wird doch zunächst eine feinere Verteilung desselben erreicht, wodurch weitere Umsetzungen bedeutend erleichtert werden. Be-

achtenswert erscheint in unserem Zusammenhange besonders die Beobachtung Linds, daß durch Zusatz von NaCl die Zersetzung des Marmors erheblich beschleunigt wird. Es ist also auch wohl anzunehmen, daß bei einer Wirksamkeit der Oxalsäure im Boden derartige Umsetzungsprozesse relativ lebhaft verlaufen können. — Außer für die Oxalsäure ist auch noch für zahlreiche andere Säuren (30): Apfelsäure, Wein-, Ameisen-, Propion-, Milch- und Bernsteinsäure das Vorkommen bei Pilzen erwiesen. Handelt es sich hierbei freilich wohl meist um Nachweise in gährenden Flüssigkeiten, so wird doch hierdurch die Mannigfaltigkeit der möglichen Umsetzungen illustriert. Genauere Angaben über Bildung und Mengenverhältnisse dieser Säuren liegen scheinbar bisher nicht vor. Besser sind wir nach dieser Richtung orientiert über die Zitronensäure, die nach den Beobachtungen von Wehmer (34) durch *Citromyces Pfefferianus* und *C. glaber* erzeugt wird. Was uns an den Versuchen Wehmers besonders interessiert, ist, neben der großen Menge der produzierten Säure, die außerordentliche Resistenz des Pilzes gegen dieselbe. So wurden Konzentrationen von 10—20% ohne Schaden ertragen. Dieser Fall steht aber keinesfalls vereinzelt, vielmehr erleiden nach Benecke (3) *Aspergillus niger*, *Asp. flavus*, sowie auch *Penicillium* durch höher konzentrierte Oxalsäure nicht leicht Schädigungen. Weinsäure, Äpfelsäure und Zitronensäure wirkten auf *Aspergillus niger* selbst in 30proz. Lösung noch nicht schädigend. Ebenso vertrug *Penicillium* noch Konzentrationen von 10% der genannten Säuren. — Freilich ist für die erwähnten Pilze das regelmäßige Auftreten im Boden nicht erwiesen, jedoch kann man wohl mit Recht von einer Ubiquität der pilzlichen Organismen im Boden sprechen. Häufig dürften daselbst für eine ganze Reihe von Formen die Vegetationsbedingungen realisiert sein, und dann werden sie infolge ihres raschen Wachstums, wie ihrer sehr reichen Säureproduktion eine kräftige zersetzende Wirkung den Bodenmineralien gegenüber ausüben.

Möglicherweise hat die Landwirtschaft diese Verhältnisse schon unbewußterweise berücksichtigt, indem sie zB. den Düngewert des Superphosphates mit Hilfe einer 1proz. Zitronensäurelösung bestimmt.

Es ist außerdem interessant, daß sich die Mehrzahl der angeführten Säuren im Humus wiederfindet. Es liegt die Vermutung nahe, daß sie auch dort der Pilzwirkung ihre Entstehung verdanken. Auch die bekannte Beschleunigung des Verwitterungsprozesses beim Bedecktsein des betreffenden Gesteins mit einer Humusdecke findet

eine sehr einleuchtende Erklärung, wenn man beachtet, daß jede Humusschicht stets von zahllosen Pilzhyphen durchsetzt ist. Einwenden ließe sich gegen die vorstehenden Annahmen vielleicht, daß die Oxydation meist mit der Bildung der organischen Säuren nicht ihr Ende erreicht haben dürfte, sondern unter der Mitwirkung anderer Pilze weiter ginge bis zur Entstehung von CO_2. Ich glaube jedoch, daß es gewöhnlich bereits zu einer Bindung der Säure gekommen sein wird, ehe die Weiteroxydation eintreten kann. Diese schnelle Bindung aber wirkt, wie bereits erwähnt wurde, auf den Pilz zurück, als Reiz zu verstärkter Säureproduktion.

10. Über die Menge der von *Penicillium* aus Basalt löslich gemachten Salze.

Da es wünschenswert erschien, wenigstens in einem Falle einen zahlenmäßigen Ausdruck für die lösende Wirkung der Pilze zu gewinnen, so wiederholte ich die p. 384 beschriebenen Versuche in größerem Maßstabe. Als Gestein diente wiederum Leucitbasalt, und zwar wurden verschiedene Portionen von je 200 g in Bechergläser eingebracht und mit der gleichen Menge Traubenzucker-Ammonnitratlösung durchfeuchtet. Sodann wurden *Penicillium*-Sporen eingetragen und nun in einige der Kulturgläser ein Schälchen mit Chloroform eingesetzt, um Kontrollversuche über die Einwirkung der Lösung auf das Gestein zu haben. Nach 4 Wochen erhielt jede Kultur noch eine Gabe von 15 ccm einer 20proz. Traubenzucker + 6,5% NH_4NO_3-Lösung. Nach 16wöchentlicher Versuchsdauer wurde das Gestein zur Entfernung von Zucker und Nitrat in dem Schmelzofen des hiesigen mineralogischen Instituts auf 800 Grad erhitzt, worauf gleiche Mengen ausgelaugt wurden. Als Lösungsmittel verwandte ich, um möglichst alle Karbonate in Lösung zu bekommen, ½% Essigsäure. Diese wirkte 3 Tage lang auf das Gestein ein, während welcher Zeit das Ganze wiederholt kräftig mit dem Glasstab gerührt wurde. Dann wurde abfiltriert und gleiche Mengen des Filtrats in Platingefäßen eingedampft. Bei der Wägung ergab sich, daß 7% Substanz mehr löslich war in den Kulturen, in denen die Pilze vegetiert hatten. Einwände gegen die Versuchsanordnung sind möglich. Insbesondere war die Wirkung des Ausglühens nicht kontrollierbar; zur völligen Beseitigung der Bestandteile der zugesetzten Lösung aber war die hohe Temperatur

erforderlich. Ferner entspricht die Anwendung einer $^1/_2$ proz. Essigsäure nicht den natürlichen Verhältnissen. Eine absolute Feststellung der löslich gewordenen Mengen durch längeres Auswaschen der Kulturen hatte daher wenig Zweck. Dagegen konnte durch Entnahme mehrerer Proben die relative Menge mit größerer Genauigkeit festgestellt werden. Die erhaltenen Werte schwankten innerhalb ganz enger Grenzen. In allen Lösungen ergab die qualitative chemische Analyse das Vorhandensein von K, Ca, Mg, Cl (Spuren), H_3PO_4 (Spuren) und Fe. Für eine quantitative Bestimmung genügte die Substanzmenge nicht. Es ist aber wahrscheinlich, daß das „Mehr" an Substanz, wie es aus dem mit Pilzen behandelten Gestein erhalten wurde, sich vorwiegend auf die Elemente K und Fe verteilt, denn beide Reaktionen wurden hier deutlicher und außerdem scheint mir der dunkler braune Farbenton des beim Eindampfen erhaltenen Rückstandes auf höheren Fe-Gehalt zu deuten. Es haben somit unsere ersten Versuche über das Aufschließungsvermögen eine weitere Bestätigung erfahren.

II. Bemerkungen zur *Mycorrhiza*-Frage.

Noch auf ein anderes Gebiet fallen in diesem Zusammenhang Streiflichter, auf die Mycorrhizenfrage. Sind die Pilze einmal, wie Stahl (31) hervorhebt, infolge ihrer stärkeren chemotropischen Reizbarkeit besser als die höheren Pflanzen zum Aufsuchen der nährsalzreichsten Stellen des Substrats befähigt, so vermögen sie, wie wir sahen, durch ihre lebhaftere Säureausscheidung beträchtliche Mengen der Bodenmineralien in Lösung überzuführen. Es wird aber eine höhere Pflanze um so größeren Nutzen aus den bodenaufschließenden Wirkungen des Pilzes ziehen, je mehr sie sich darauf beschränken kann, nur die bereits gelösten Stoffe aufzunehmen. Vor allem wird es dabei natürlich darauf ankommen, daß die Pflanze ihr Wurzelsystem in möglichster Nähe des Pilzes ausbreitet, Verhältnisse, wie wir sie in der *Mycorrhiza*-Bildung am ausgeprägtesten treffen. Ob freilich eine Säureausscheidung seitens der Pflanze dadurch ganz nutzlos gemacht wird, kann nicht ohne weiteres geschlossen werden. Es wäre im Gegenteil zB. denkbar, daß dieses saure Sekret noch als Anlockungsmittel für die Pilze eine gewisse Bedeutung hätte. Eine einfache Beziehung zwischen Säuresekretion und Mycotrophie liegt augenscheinlich nicht vor,

vielmehr dürften auch noch andere biologische Merkmale der Pflanze dabei eine Rolle spielen. Daß aber ein derartiges symbiontisches Verhältnis zwischen Pilz und Pflanze für letztere von bedeutendem Nutzen sein wird, selbst wenn nur spärliche ektotrophe Mycotrophie vorliegt, oder wenn, wie bei den endotrophen Mycorrhizen, der Pilz nur wenige Hyphenäste nach außen entsendet, ist wohl kaum zu bezweifeln.

12. Zusammenfassung der Hauptresultate.

Die Ergebnisse der vorstehenden Arbeit fasse ich in folgenden Sätzen zusammen:

1. In den Wurzelsekreten der höheren Pflanzen liegen freie Mineralsäuren nicht vor (in Übereinstimmung mit Czapek!).
2. Die Säurewirkung ist vermutlich nicht auf das Vorhandensein saurer Salze von Mineralsäuren, sondern auf ausgeschiedene organische Säuren zurückzuführen.
3. Die produzierte Säure greift die Bodenmineralien an und hat somit ernährungsphysiologische Bedeutung.
4. Bei zahlreichen Pflanzen ist die Menge der nachweisbaren Säure sehr gering, sie liegt unterhalb der Empfindlichkeitsgrenze des Lackmus.
5. Derartige Pflanzen zeigen häufig andere biologische Merkmale, die eine Säuresekretion weniger notwendig erscheinen lassen.
6. Eine weit stärkere aufschließende Wirkung als den höheren Pflanzen ist den Pilzen eigen. Es erscheint daher wahrscheinlich, daß ihnen die größere Bedeutung für die Bodenzerlegung zukommt.
7. Bei der Wurzelverpilzung wird die höhere Pflanze aus der kräftigen bodenaufschließenden Wirkung des Pilzes Nutzen ziehen.

Die Versuche wurden ausgeführt im botanischen, chemischen und mineralogischen Laboratorium der Universität Jena. Ich erlaube mir, den Herren Prof. Dr. Rabe, Geh. Hofrat Prof. Dr. Linck, sowie besonders Herrn Prof. Dr. Stahl für die mir gewährte überaus liebenswürdige Unterstützung meinen wärmsten Dank auszusprechen.

Literatur-Verzeichnis.

1. Bachmann, Die Beziehung der Kieselflechten zu ihrem Substrat (Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch. 1904, XXII, 2).
2. De Bary, Botan. Zeitung 1886, Nr. 22—27.
3. Benecke, Ernährungsphysiologie der Pilze (in Handbuch der techn. Mykologie, I).
4. Du Claux, vgl. Ref. in Botan. Zeitung 1891, p. 235.
5. Cotta, Naturbeobachtungen 1806.
6. Cramer, Die Zusammensetzung der *Penicillium*-Sporen (Beihefte zum botan. Centralbl. 1894).
7. Fr. Czapek, Zur Lehre von den Wurzelausscheidungen (Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXIX, p. 321).
8. Dietrich, Versuche über die Einwirkung von Wasser, CO_2- und NH_3-Salzen auf Gesteine (Journ. f. prakt. Chemie 74).
9. Fruwirth, Versuche über den Einfluß des Standortes auf die Kartoffelpflanze (Referat im Botan. Centralbl. 1903, II).
10. Glaser, Indikatoren zur Azidimetrie und Alkalimetrie.
11. Godlewski, Über das Nährstoffbedürfnis einiger Kulturpflanzen (Zeitschr. für das landwirtschaftl. Versuchswesen in Österreich 1901).
12. Goebel, Pflanzenbiologische Schilderungen II, p. 211.
13. Jost, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, p. 117.
14. Knop, Kreislauf des Stoffes.
15. Kny, Über den Ort der Nährstoffaufnahme durch die Wurzel (Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch. XVI, 1898, p. 216—236).
16. Kraus, Über die Bewurzelung der Kulturpflanzen (Referat im Botan. Centralbl. 1896, Beihefte p. 288).
17. Lemberg, Über Silikatumsetzung. Dorpater Diss. p. 8 ff.
18. H. v. Liebig in Thiels Landwirtschaftl. Jahrb. 1881, p. 602—612.
19. Linck, Beiträge zur Geologie und Petrographie von Kordofan (Neues Jahrbuch f. Mineralogie XVII, p. 396).
20. Maxwell, Über die relative Empfindlichkeit der Wurzeln gegen Säuren im Boden (Referat im Botan. Centralbl. VIII).
21. Meyen, Neues System der Pflanzenphysiologie.
22. Miyoshi, Jahrb. f. wiss. Botan. 1895, p. 283.
23. Mohl, Die vegetab. Zelle.
24. Molisch, Über Wurzelausscheidungen und deren Einwirkung auf organische Substanzen (Sitzungsber. d. Wiener Akad. XCVI, I, p. 84).
25. Ausführlich besprochen in Pfeffer, Pflanzenphysiologie, Leipzig, II. Aufl.
26. Prianischnikow, Über die Ausnutzung der Phosphorsäure, der schwerlöslichen Phosphate durch höhere Pflanzen (Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch. XVIII, p. 411—416).
27. Derselbe, Zur Frage nach den Wurzelausscheidungen (Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch. XXII, p. 184).
28. Ramann, Forstliche Bodenkunde p. 333.
29. Sachs, Experimentalphysiologie.
30. Schenk, Handbuch der Botanik, IV, p. 398.

31. Stahl, Der Sinn der Mykorrhizenbildung (Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXIV, p. 546 ff.).

32. Strebel, Die einheimischen Ackerbaugewächse und deren Kultur (in v. d. Goltz, Handbuch der gesamten Landwirtschaft).

33. Strecker, Wiesengräser.

34. Wehmer, Über Citronensäuregährung (Berichte der Berliner Akademie 1893, 2, p. 519).

35. Derselbe, Zur Charakteristik des citronensauren Kalkes und einige Bemerkungen über die Stellung der Citronensäure im Stoffwechsel. Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch., Bd. XI, p. 333.

Polarität und Organbildung bei Caulerpa prolifera.

Von

J. M. Janse.

Mit Tafel IX—XI.

Einleitung.

Vor etwa 16 Jahren erschien in diesen Jahrbüchern meine Abhandlung über „Die Bewegungen des Protoplasmas von *Caulerpa prolifera*“[1]). Erst im vorigen Jahre (1904) war ich in der Lage, diese Untersuchungen weiterzuführen, wieder an der zoologischen Station zu Neapel, mit dem speziellen Zweck, die Neubildung von Organen, zumal nach schwerer Verwundung, zu verfolgen, um damit einen tieferen Einblick in die polaren Erscheinungen jener Pflanze zu gewinnen[2]).

Einige allgemeine Erörterungen mögen der Beschreibung der Versuche vorangehen.

Wenn *Caulerpa* verwundet wird, so quillt, wie bekannt, ein weißliches Plasma aus der Wunde hervor, welches sehr bald hellgelb wird, während es gerinnt. So bildet sich, schon in einer Minute, ein provisorischer Verschluß, welcher durch die darauffolgende Bildung einer Zellhautschicht innerhalb 24 Stunden in einen definitiven übergeht[3]). Obwohl also eine Verletzung sehr schnell geschlossen und geheilt wird, so ist doch das Anbringen größerer Wunden bei den Versuchen möglichst zu vermeiden, erstens, weil der Protoplasmaverlust die Pflanze schwächt, zweitens, weil öfters

1) Band XXI, 1889, p. 163.

2) Eine vorläufige Mitteilung über die erlangten Resultate erschien vor kurzem in den „Verslagen der Koninkl. Akad. van Wetenschappen te Amsterdam, von 29. Oktober 1904“, p. 364: „Onderzoekingen over polariteit en orgaanvorming bij *Caulerpa prolifera*“, und in der Englischen Übersetzung dieser „Verslagen“, p. 420, unter dem Titel: „An investigation on polarity and organ-formation with *Caulerpa prolifera*“.

3) Vgl. Wakker, Die Neubildungen an abgeschnittenen Blättern von *Caulerpa prolifera,* Versl. en Meded. der Kon. Akad. van Wetensch. te Amsterdam, 1886, 3. Reeks, Deel 2, p. 252.



Nebenerscheinungen auftreten, welche das Gelingen des Versuches in Gefahr bringen[1]).

Es gelang mir aber bei *Caulerpa* in ganz anderer Weise jede gewünschte lokale Unterbrechung der Kommunikation hervorzurufen, und zwar ohne jede Verletzung der umkleidenden Zellhautschicht. Mit dem Suchen nach einer solchen Methode habe ich mich zuerst beschäftigt.

In meiner erwähnten Abhandlung (p. 209, 216 u. 274) wurde schon hervorgehoben, daß, wenn man an irgend einer Stelle die zahllosen Protoplasmastränge, welche die ganze Pflanze durchsetzen, zum Zerreißen bringt, das Plasma dort in vollkommen derselben Weise reagiert ob dabei zugleich die Zellwand verletzt wird oder nicht.

Es kann nun ein solches Zerreißen auch hervorgerufen werden durch scharfes Falten des Blattes, durch lokalen Druck mittels eines härteren Gegenstandes usw. Dann sieht man an der betreffenden Stelle sofort eine helle Linie auftreten, welche von einer Plasmaansammlung herrührt. Schon nach einigen Sekunden geht die weiße Farbe in eine gelbe über, während die Plasmaportion zu erstarren anfängt. Da diese sich im Blatte der Zellwand an beiden Seiten anlegt, verursacht sie eine lokale Hemmung, welche, wenn sie von einem Blattrande bis zum andern geht, das Blatt in zwei physiologisch ganz gesonderte Teile trennt. Man kann ihnen aber auch jede beliebige Form und Länge geben, wie es in den Fig. 2*b*, 3, 4, 5, 10, Taf. IX, Fig. 16*d*, 22, Taf. X, Fig. 32, Taf. XI u. a. zu sehen ist.

Jene Pfropfen entstehen auf eine ähnliche Veranlassung auch im Rhizom und Rhizoid, und nirgends gehen sie über die Stelle hinaus, welche gepreßt wurde.

Bei meinen unten zu beschreibenden Versuchen wurden die erforderlichen Hemmungen oder partiellen Verschlüsse stets in der Weise hergestellt, daß, während die Pflanze in einer Glasschale mit Meereswasser lag, das Blatt (oder Rhizom) während einiger Sekunden mittels einer gebogenen Nadel kräftig gepreßt wurde. Dem Verschluß kann man so jede beliebige Richtung und Länge erteilen, während nach einiger Übung die Hemmungen nur eine Breite haben von $^1/_4$—$^1/_2$ mm.

Auch bei diesen Pfropfen handelt es sich hier vorläufig nur um einen provisorischen Verschluß, welchem bald nachher ein

1) Vgl. meine frühere Abhandlung p. 208 ff.

definitiver, mittels Zellwandbildung, folgt. Fig. 24, Taf. XI gibt einen Querschnitt durch eine so gepreßte Stelle im Blatte, nachdem die neue Zellwandschicht gebildet wurde. In Fig. 24*a* sieht man den ganzen Pfropfen, nur $^1/_4$ mm breit, jetzt beiderseits von Zellulose eingeschlossen[1]); Fig. 24*b* ist ein Teil der Fig. 24*a*, stärker vergrößert, und zwar die Stelle (*p*), wo die neue Wand sich an die alte ansetzt. Man sieht, wie dort die Schichten der neuen Wand sich über der alten fortsetzen. Links von der neuen Wand liegt also der Pfropfen, welcher der Hauptmasse nach aus großen Stärkekörnern besteht (sie werden dunkelblau mit Jodlösungen); hier und dort sieht man zwischen ihnen eine schwach faserig erscheinende Masse und feine Körnchen, welche wohl von Protoplasma herrühren.

Dieser Zelluloseverschluß macht, daß auch dann, wenn das Blatt an der Stelle reißt, wo sich die Pfropfen gebildet hatten (was nach mehreren Tagen sehr leicht geschieht, da die Zellwand *a* jener Stellen dann sehr wenig resistent geworden ist), kein Plasma mehr aus der Zelle heraustritt, und sie so kräftig wie zuvor bleibt.

Die nämliche Methode läßt sich mit gleich gutem Erfolg stets anwenden, wenn man Blätter abtrennen oder mittendurch schneiden will, oder Rhizome oder Rhizoide entfernen, ohne Plasmaverlust hervorzurufen. Wenn man den Blattstiel stark quetscht, zB. mit einer Pincette, so treten die nämlichen Verfärbungen auf, und, ist die Stelle nach etwa einer Minute gelb geworden, so kann sofort das Blatt unter jener Stelle ohne jeden Schaden abgeschnitten werden. Wo bei den unten zu beschreibenden Versuchen von Abtrennen oder Durchschneiden von Blättern usw. gesprochen wird, ist stets gemeint, daß eine solche Quetschung voranging.

Es hat diese Methode außerdem noch den Vorteil, daß man diese Quetschung sogleich über jede beliebige Länge ausdehnen kann, und zwar ohne daß man, wie bei Verwundungen, jedesmal einen Tag warten muß, bis die Pflanze wieder hergestellt ist, bevor man weitere Verletzungen anbringen kann.

Denn wenn man ein frisch abgeschnittenes Blatt gleich nachher aufs neue verwundet, so gerinnt das aus der neuen Wunde austretende Plasma kaum oder nur sehr langsam; infolgedessen

---

1) Beiderseits neben dem Pfropfen zeigt das Blatt eine lokale Verdickung. Es könnte diese daher rühren, daß beim Pressen an der Stelle einige Balken zerrissen wurden; ich konnte schon früher experimentell zeigen (a. a. O., p. 272), daß dieses eine stellenweise Anschwellung veranlaßt.

quillt das Plasma zwar langsam, aber unaufhörlich hervor, so daß das Blatt öfters wie verblutet und zugrunde geht.

Die Folgen des Auftretens solcher Hemmungen sind jenen vollkommen ähnlich, welche durch Wunden verursacht werden, nicht nur in der Stromverschiebung und Organbildung, sondern auch in der Verfärbung, welche das Blatt sofort nach der Verletzung zeigt, und welchem in einer vorigen Abhandlung (p. 218 ff. und Fig. 10, Taf. VII) ausführlich beschrieben und abgebildet wurde.

Die Pflanzen, welche mir zu Gebote standen, befanden sich in möglichst günstigem Zustande; *Caulerpa* entwickelt sich erst spät im Frühjahr, eigentlich erst recht im Mai. Nur in den Monaten Juli, August und September befindet sie sich im kräftigsten Wachstum. Mein letzter Aufenthalt in Neapel dauerte von Mitte Juli bis Mitte September, fiel also in die günstigste Zeit. Überaus starke Pflanzen standen mir denn auch zu Gebote; das größte Blatt zB., welches mir zu Gesicht kam, war nicht weniger als 20 cm lang und über 20 mm breit.

Die Versuchspflanzen wurden im Arbeitszimmer kultiviert: der Boden des oberen Bassins (1,15 m lang, 0,4 m breit und 0,34 m tief) wurde mit einer Schlammschicht bedeckt, und darin die frisch aus dem Meere heraufgebrachten Pflanzen mit den Wurzeln und dem anhängendem Schlamm eingegraben. Das Bassin war mit der Schmalseite einem Westfenster zugewandt und stand in einer Entfernung von etwa 1/2 m; es wurde immer Nachmittags, teilweise während längerer Zeit, vom direkten Sonnenlicht getroffen. Die Pflanzen wuchsen in kräftigster Weise weiter, besser wie im Jahre 1889, wo sie in derselben Jahreszeit in einem ähnlichen Bassin, aber in einem andern Zimmer kultiviert wurden; ich schreibe dieses der jetzt viel intensiveren Beleuchtung zu.

Ehe ich zur Beschreibung der Versuche übergehe, will ich ein paar abweichende Blattformen erwähnen, welche ich beobachtete. Die erste betrifft die auch früher (a. a. O., p. 168) von mir schon erwähnten ganz schmalen und geteilten Blätter; ähnliche bildeten sich auch jetzt wieder als Prolifikationen an normalen Pflanzen, welche unter viel ungünstigeren Beleuchtungsbedingungen verweilten; Fig. 36 und 37, Taf. XI stellen zwei solche Blätter vor. Die Blätter waren zwar grün, aber dünn und sehr schwach; ich möchte sie daher mit Klemm[1]) als eine Art etiolierter Blätter betrachten.

1) P. Klemm, Über *Caulerpa prolifera*, Flora, Bd. 77, 1893, p. 471.

Viel kürzere, handförmige, geteilte Blätter, mit breiten Lappen, kommen auch bisweilen vor; vgl. Fig. 30, Taf. XI. Ich beobachtete aber eine noch viel eigentümlichere Blattform, die wohl sehr selten vorkommt, da ich sie nur dreimal sah; sie war gebildet worden, während die Pflanzen noch im Meere verweilten, also unter ganz normalen äußeren Bedingungen.

Alle diese Blätter hatten nicht zwei Blattränder, sondern drei, so daß sie aus drei in einer Längslinie zusammengefügten Blattteilen bestanden; diese waren nicht ganz gleich groß und bildeten unter sich Ecken von etwa 120°. Fig. 38*a* und *b*, Taf. XI zeigen ein solches Blatt in gewöhnlicher Größe, von zwei Seiten gesehen, während *c* den Querschnitt darstellt. Im übrigen zeigte das Blatt nichts abweichendes.

Ein zweites, ähnliches Blättchen war mehr regelmäßig gebaut: es war etwa 10 mm lang und hatte drei schmale Flügel, jeder nur 1 mm breit. Das dritte Blatt war verkehrt herzförmig, 20 mm lang; es bildete das 10. Blatt eine Serie von 11 Prolifikationen, die drei Flügel waren 4,5 bis 5 mm breit.

I. Polarität und Protoplasmaströmung.

A. Versuche mit verwundeten Blättern.

Bei meinen früheren Untersuchungen hatte ich meine Aufmerksamkeit auf die dunkelgrünen Protoplasmafäden gerichtet, welche mit bloßem Auge oder mit der Lupe auf dem Blatte sichtbar sind, sowie auf die Verschiebung, welche sie durch große Wunden erleiden.

Eine Wiederholung dieser Versuche, mit welcher ich jetzt meine Untersuchungen anfing, lieferte vollkommen analoge Resultate, deren Beschreibung ich daher hier unterlassen kann. Nur möchte ich auf die Fig. 1, Taf. IX verweisen, welche genau den Verlauf der mit unbewaffnetem Auge sichtbaren Plasmaströme angibt, in einem Blatte, das so aus dem Meere heraufgebracht wurde. Die vielen Verletzungen, alle ganz geheilt und wohl von einem Tiere herrührend, hatten viele Stromverschiebungen[1]) veranlaßt,

1) Wenn hier von Verschiebung von Strömen gesprochen wird, soll dabei aber nicht an eine direkte Stellenänderung des betreffenden Stromes gedacht werden. Es ist damit gemeint, daß jener mit dem bloßen Auge sichtbare Strom bis zum Unsichtbarwerden dünner wird, während an anderer Stelle mikroskopisch feine Stränge,

die denen vollkommen ähnlich waren, welche früher künstlich hervorgerufen worden war. Beim Vergleich dieser Zeichnung mit den Fig. 10 *A—F* und 14 *B—D* meiner erwähnten Abhandlung[1]) erhellt, daß auch hier die Stränge von oben her in unveränderter Richtung bis an die Wunde verlaufen, dann plötzlich seitwärts abbiegen, um sich, am Wundrande angelangt, geradewegs dem Blattstiele zuzuwenden.

Meine Versuche, die Verschiebungen der Stränge soweit zu führen daß die Ströme „umgekehrt“ wurden, waren damals nicht abgeschlossen worden: in einem Falle wurde zwar ein genügendes, positives Resultat erzielt (vgl. a. a. O., p. 230 ff. und p. 280), doch war die Wiederholung und Erweiterung dieser Versuche erwünscht geblieben.

Die Versuchsanstellung war die nämliche wie früher: es wurde eine doppelte Hakenwunde gemacht, wie sie zB. hier die Fig. 8, Taf. IX zeigt; nur wurden die Hemmungen jetzt in der oben beschriebenen Weise durch Druck hergestellt, ohne daß also eine äußerliche Verletzung stattfand. Soll die Verbindung zwischen Blattspitze und Blattstiel hergestellt werden in dem Maße, als die physiologische Tätigkeit des Blattes es verlangt, so muß ein N-förmiger Strom ausgebildet werden.

Zu diesen Versuchen wurden sehr verschiedene Blätter benutzt, größere und kleinere, mit Prolifikationen nahe an der Spitze oder ohne solche; außerdem variierte die Distanz zwischen den beiden Querwunden, und zwar zwischen ungefähr 25 und 50 mm.

In verschiedenen Fällen trat das erwartete günstige Resultat auf, in andern aber nicht, obwohl alle Pflanzen fortwährend unter möglichst günstigen Lebensbedingungen verweilten.

Fassen wir zuerst die allgemeinen Resultate jener Versuche zusammen, so zeigte sich:

---

von welchen in jedem Blatte, wie beschrieben, viele Tausende vorkommen, bis zum Sichtbarwerden mit dem unbewaffneten Auge oder mit der Lupe anschwellen, also scheinbar an die Stelle der früheren treten. Ähnliches gilt auch, wenn wir später von dem Entwickeln, Neuauftreten oder Verschwinden der Ströme sprechen werden. Neubildung von Strömen wird unbedingt sehr oft vorkommen, doch kann die Zahl der neuen den vorhandenen gegenüber nur ganz gering sein, und außerdem kommen überall im Blatte so viele Ströme vor, welche die verschiedensten Richtungen haben (vgl. meine frühere Abhandlung, Fig. 12, Taf. VII), daß jede scheinbare Stromverschiebung durch Veränderung schon vorhandener Ströme erklärt werden kann.

1) Der rechte Teil der erwähnten Figur 14 *B* ist hier reproduziert in Fig. 2 *a*, Taf. IX.

anderer deshalb nicht gedeihen könnten, weil das Sekret der einen für die andern giftig wirke. Den Nutzen der Brache sah man in dem Zerfall der im Boden angehäuften Stoffwechselprodukte. Man vermutete also eine weitgehende Analogie mit den tierischen Organismen. Das Irrtümliche dieser Ansicht aber wurde bald von den Zeitgenossen erkannt. So liefert bereits Cotta (5) eine richtige Kritik der erwähnten Theorie. Andere Versuche, ausgeführt von Macaire-Prinsep, erfuhren ebenfalls bald eine Widerlegung durch Walser, Boussingault und Meyen und es braucht daher auf dieselben nicht weiter eingegangen zu werden. Mit ganz neuer, exakter Methode und ausgehend von völlig neuen Gesichtspunkten nahm endlich Sachs die Frage in Angriff. Der Inhalt seiner kurzen, aber grundlegenden Abhandlung (Botan. Ztg. 1860, p. 117) läßt sich dahin zusammenfassen: Auf polierten Marmorplatten werden durch Pflanzenwurzeln Korrosionserscheinungen bewirkt. Dieselben können nicht durch ausgeschiedene Kohlensäure hervorgerufen worden sein, denn sonst müßte die ganze Platte, da die Bodenluft reich an diesem Gase ist, gleichmäßig die Politur verloren haben. Vielmehr erklärt sich die Anätzung aus der sauren Reaktion der Pflanzensäfte, insbesondere derer der Wurzeln. Eine Abgabe der Säfte nach außenhin hält Sachs für ausgeschlossen, weil im Kulturwasser von Pflanzen saure Reaktion nicht zu konstatieren sei. Dagegen meint er, daß die Wurzelflächen, die der Marmorplatte anlagen, die fragliche Säure durch Membranzersetzung geliefert haben könnten. Den Versuchen mit Marmorplatten ließ Sachs (29) später solche mit Dolomit, Magnesit und Osteolith folgen, überall mit demselben positiven Erfolg. Erwähnenswert erscheint in diesem Zusammenhange noch, daß schon vor Sachs von Becquerel die Vermutung ausgesprochen war, daß außer der Kohlensäure noch andere Stoffe von der Pflanzenwurzel abgeschieden würden, und zwar erscheint ihm eine Abgabe von Essigsäure sehr wahrscheinlich, eine Ansicht, die sich später auch bei Liebig wiederfindet. Besonderes Interesse verdienen weiter die Untersuchungen Knops (a. a. O. I, p. 656). Er schließt vor allem aus dem Vorkommen von Al_2O_3 in *Lycopodium* auf die Mitwirkung [illegible] organischer Säuren bei der Gewinnung der Nährsalze, [illegible] die Bedeutung der Kohlensäure als auf- [illegible] quantitative

erstens, daß diese „Umkehrung“ (wie wir diesen Prozeß der Kürze wegen nennen wollen), nur ganz allmählich zustande kommt, so daß die Blätter zwei bis drei Wochen dazu brauchen;

zweitens, daß sie sich um so eher vollzieht, je kräftiger und größer der Blattschnitt ist, welcher sich oberhalb der Querwunden, zumal der oberen, befindet (wobei die Prolifikationen mitzuzählen sind);

drittens, daß sie aber auch in den günstigsten Umständen nur dann gelingt, wenn die Entfernung zwischen den Querwunden keine zu große ist. Bei einer Distanz von 25—30 mm gelingt sie meistens (vgl. Fig. 3 *a* u. 6 *a*, Taf. IX), bei größeren Entfernungen von 25—40 mm das eine Mal wohl (Fig. 5), das andere Mal nicht (Fig. 9), bei noch erheblicherer Distanz (zB. 50 mm, Fig. 8) ist mir der Versuch niemals gelungen.

Wenn man die Vorgänge, welche sich während der „Umkehrung“ abspielen, durch tägliche Beobachtung näher verfolgt, so sieht man folgendes:

Schon bald nach dem Anfange des Versuchs erleiden die Längsströme im Blattteile, welcher über der oberen Querwunde liegt, eine erhebliche Lagenänderung. Dabei bilden sich oft stark bogenförmig zurücklaufende Ströme, welche (wie zB. die in Fig. 7 *c* und 9, Taf. IX) unten noch näher besprochen werden, und außerdem ein ungefähr quer verlaufender Strom, wie in den Fig. 3 *a*, 5, 6 *a*, 9 und Fig. 12, Taf. IX (vgl. auch Fig. 1). Dieser reicht bis an das Wundende und läuft dann hart an der Längswunde entlang in diesem ersten der drei nebeneinander liegenden Blattabschnitte herunter. Während dem nimmt er auch die noch immer vorhandenen, seitlich verlaufenden Längsströme in sich auf.

Zu gleicher Zeit weisen auch die Ströme im dritten Abschnitte (welcher also mit der Blattbasis in direkter Verbindung geblieben ist) Veränderungen auf, obwohl diese weniger erheblich sind. Unterhalb der oberen Querwunde verschwinden die Ströme schon bald; erst in einer gewissen Entfernung werden sie wieder dem unbewaffneten Auge sichtbar, zuerst als ganz feine Stränge, welche aber allmählich breiter werden; sie haben alle ihre frühere Richtung beibehalten (vgl. Fig. 8, 12, 13, sowie auch Fig. 9, Taf. IX, wo sie außerdem noch für die große seitliche Verletzung in der üblichen Weise ausweichen). Vielfach entsteht so ein etwas stärkerer Strom, welcher der Längswunde entlang läuft.

Auch unterhalb der unteren Querwunde verschwinden die Ströme, doch auch diese kommen etwas weiter unten wieder als feine Ströme zum Vorschein (Fig. 12, 13*b*, Taf. IX).

Der erste und der letzte Teil des N-förmigen Stromes bilden sich also schon bald und unabhängig voneinander aus, sodaß es also nur noch auf die Entstehung des Verbindungsstückes ankommt, welches sich im mittleren Blattabschnitte zu entwickeln hat.

Bisweilen geht auch bei kräftigen Exemplaren in diesem letzteren etwas ähnliches vor, wie in den beiden seitlichen Teilen: es bilden sich Ströme, welche in einiger Entfernung unterhalb der oberen Querwunde sehr dünn anfangen, und bis zur unteren Querwunde herunterlaufen. Jene drei Systeme von Strömen in den drei Abschnitten, aber ohne gegenseitige Verbindung, sieht man zB. in den Fig. 8 und 9, Taf. IX.

Ist aber der mittlere Teil des Blattes wenig kräftig, ist er schmal und kurz, so verschwinden alle die vor der Verwundung anwesenden Ströme gänzlich, ohne daß auch nachher ein neues System von mit der Lupe sichtbaren Strängen auftritt.

Wenn die Ströme, welche im ersten und eventuell auch im mittleren Abschnitte sich ausgebildet haben, die untere Querwunde erreichen, nehmen sie eine mehr oder weniger stark bogenförmige Richtung an und kehren dann zurück. Krümmen sich die Ströme im ersten Abschnitt dabei nach außen, also nach dem Blattrande zu, so treten sie nicht in den mittleren Abschnitt über und die Verbindung bleibt dann aus (zB. Fig. 9, Taf. IX); andernfalls nehmen die zurückkehrenden Ströme ihren Weg meist direkt in den mittleren Blattteil (Fig. 4, 6*a*, 12, 13*a*, Taf. IX). Geschieht dieses nicht sofort, so kann man sie dazu bringen, indem man die Längswunde etwas länger macht; wenn dieses so geschieht, daß sie die zurückkehrenden Ströme sozusagen auffängt, so gelingt es wohl, diese so dem mittleren Teile zuzuführen.

Falls solch ein gesondertes Stromsystem im mittleren Teile auftritt, wie es Fig. 8 und 9 zeigt, sieht man, daß beiderseits die Ströme unten breiter sind und sich nach oben zu verschmälern, bis sie unsichtbar werden. Dieses zeigt schon, daß die Plasmamenge in der unteren Hälfte auf Kosten der oberen zugenommen hat. Jene Zunahme kann aber noch weiter gehen, so daß, wie in Fig. 9, die obere Hälfte ganz entleert wird: alles Plasma zieht sich dann basalwärts zurück, und an der Grenze dieses entleerten Stückes und der unteren Hälfte entsteht eine feine, hellgelbe Linie, welche den voll-

kommenen Verschluß anzeigt. Eine ähnliche Abgrenzung entsteht dann auch oben, wo der mittlere Abschnitt mit dem dritten in Verbindung steht.

Treten die Ströme nun über, so entwickeln sich die neuen Ströme allda von unten herauf, und meistens geht dann der stärkste dicht an einer der beiden Längswunden entlang (vgl. Fig. 3*a* und 6*a*, Taf. IX). Dabei ist aber zu bemerken, daß das Vorschreiten dieser Ströme überaus langsam stattfindet, sodaß es viele Tage währt, bis sie diesen Abschnitt durchwandert haben, und vorher kann natürlich von einer einigermaßen intensiven Verbindung mit den sichtbaren Strömen im dritten Abschnitte nicht die Rede sein.

Bisweilen gehen die Ströme hinauf bis hart an die obere Querwunde, doch biegen sie meistens schon seitwärts um, sobald sie das Ende der Längswunde erreicht haben (vgl. Fig. 3*a*, 6*a*).

Einzelne Male sieht man den Strom, wenn er bei der oberen Querwunde angelangt ist, in den nämlichen Abschnitt zurückkehren; es war dieses zB. der Fall bei den Blättern der Fig. 3*a* und 4*a*, ein paar Tage bevor diese Zeichnungen angefertigt wurden. Dann versuchte ich aber auch hier die rückkehrenden Ströme durch eine schiefe Verlängerung der Längswunde aufgefangen und so dem dritten Abschnitte zuzuführen; die Figuren zeigen, daß dieser Versuch vollständig gelungen ist.

Ist der Strom bis nahe an die obere Querwunde vorgedrungen, so bietet die Verbindung mit dem dritten Abschnitte nicht die geringste Schwierigkeit mehr. Das Gelingen jener Versuche hängt also hauptsächlich ab von dem Umstande, ob die Ströme aus dem ersten in den zweiten Abschnitt übertreten, und dann auch von der Länge dieses zweiten Abschnittes.

Ist jene Länge eine verhältnismäßig zu große, so gelingt es auch dem stärksten Strom nicht, mit seiner feinen Spitze bis zum Ende der Längswunde vorzudringen (wie zB. Fig. 13*a*, *b*, Taf. IX es zeigt), oder man sieht auch den Strom halben Weges umkehren und sich wieder basalwärts weiterentwickeln. Letzterer Fall wird von Fig. 12 veranschaulicht.

Einmal habe ich einen gelungenen Versuch sozusagen noch weiter geführt, indem ich, wie es Fig. 5 zeigt, den zum zweiten Male heruntergehenden Strom nochmals zum Rückweg zwang. In der mittleren der Längswunden hatte er sich durch eine sehr enge (etwa $^1/_5$ mm), noch offen gebliebene Passage in der Hemmung hindurchgezwängt, während er bei der dritten Längswunde noch eine

Strecke weiter über deren Ende vorschritt. Dort bildete er dann eine Schlinge und kehrte sich erst dann dem letzten Abschnitte zu.

Einige Tage nachdem die Zeichnung gemacht war, hatte sich der Stromlauf noch weiter verändert, da der Strom sich jetzt über die größere der beiden Längswunden hinaus fortsetzte, also bis dicht unter die Querwunde, dann eine Schlinge bildete und hinunterlief; es war also ein ähnliches Bild, als wie es die Zeichnung bei der kürzeren Längswunde angibt (vgl. die Figuren-Erklärung, p. 456).

Zu den genannten Versuchen wurden nur Blätter gewählt, welche entweder keine Prolifikationen aufwiesen, oder welche nur eine oder zwei solche nahe an der Blattspitze trugen. Alle übrigen Prolifikationen sowie Wurzeln und Rhizome, welche in den Figuren zu sehen sind, bildeten sich also während der Versuche. Soweit sie im mittleren Abschnitt auftraten, wurden sie aber meistens sofort entfernt, um das Resultat des Versuchs nicht zu komplizieren. Auf diese und ähnliche Neubildungen kommen wir noch später zurück.

Es fragt sich jetzt: wie sind die erwähnten Erscheinungen zu erklären, oder auch: wie kann man alle die Beobachtungen über Stromverschiebung durch Wunden unter einen einheitlichen Gesichtspunkt bringen.

Schon in meiner früheren Abhandlung[1]) wurde hervorgehoben, daß die damals erzielten Resultate gezeigt hätten, daß, nach Verletzung durch Querwunden, der Stromverlauf oberhalb der Wunde viel weniger Veränderung erleide, wie jener unter der Verletzung, und daß dieses den Gedanken nahe lege, als würde die Richtung der Ströme durch den apikalen Blattabschnitt reguliert, und ständen diese somit unter dem Einfluß der Polarität.

Die neu gewonnenen Resultate sind mit diesser Auffassung in vollem Einklange. Da aber der Ausdruck „Polarität“ nur einen Gegensatz zwischen zwei Polen, nicht aber eine bestimmte Richtung im Organismus angibt, so möchte ich der Ursache oder dem Komplex von Kräften, welche die erwähnten und die noch näher zu besprechenden Erscheinungen beim Stromverlauf hervorruft, den Namen „basipetale Impulsion“ beilegen.

Die Versuche haben also erwiesen, daß im Blatte von *Caulerpa* eine basipetale Impulsion herrscht; diese ist nicht nur an der Spitze wirksam, sondern sie übt an jeder einzelnen Stelle des Blattes

1) Bd. XXI, p. 234—240.

ihren Einfluß aus. Diese Impulsion äußert sich überall in einer Richtung, welche nach dem Blattstiel hinweist, jedoch nicht der geraden Linie, sondern schwach gebogenen, nach der Blattmitte konvexen Linien folgt. Diese Richtungen werden an jedem Punkte des unverletzten Blattes sehr deutlich angegeben, und zwar durch die mit dem unbewaffneten Auge sichtbaren Stränge, welche in einem kräftigen Blatt, welches keine Prolifikationen trägt, von Spitze und Rand zusammen kommen und sich zum Blattstiele hinbegeben. In der oberen Prolifikation in den Fig. 2*a* und 10, Taf. IX sind sie zB. gezeichnet.

Die Wirkung einer solchen Impulsion erklärt, warum die Ströme alle von oben her bis auf die Querwunden verlaufen, ohne eine Richtungsänderung zu erleiden, sowie auch warum sie, wenn sie durch Querverlauf das Wundende erreicht haben, sich gerade dem Blattstiele zuwenden. Besonders instruktiv sind in dieser Hinsicht unsere Figuren 2*a* [1]) und 2*b*, Taf. IX. Die erstere zeigt zwei solche Ströme, einen an jedem Ende der oberen Querwunde, welche weiter hinunter verlaufen, genau in der Richtung zum Blattstiele, obwohl sie später wieder durch eine zweite Querwunde aufgehalten werden. In der Figur 2*b* sieht man die Plasmaströme an den schiefen Wunden heruntergehen und sich an den Wundecken wie kleine Wasserfälle gerade nach dem Blattstiele hin begeben, obwohl sie weiter unten wieder in ihrem Verlauf gestört werden.

Die basipetale Impulsion erklärt weiter auch, daß die Entwicklung der Ströme, welche bei dem soeben beschriebenen „Umkehrversuche" den Längswunden (im ersten und dritten Abschnitte) entlang laufen, stets von oben herab erfolgt, sowie auch die Erscheinungen, welche die Ströme in der zweiten Abteilung zeigen, wenn der Versuch nicht zum gewünschten Ziele führte (wie in Fig. 8 und 9, Taf. IX, vgl. p. 401).

Gegen das Bestehen einer derartigen basipetalen Impulsion scheint aber zu sprechen, daß bei mehreren der erwähnten „Umkehrversuche" sich Ströme im mittleren Blattabschnitte in akropetaler Richtung ausbilden, um so mehr, weil sich experimentell zeigen läßt, daß jene Ströme auch einer akropetal wirkenden Kraft gehorchen.

Wenn man nämlich die Ströme, welche in diesem mittleren

---

1) Sie ist eine Kopie von einem Teile der Fig. 14 *B*, Taf. VIII aus meiner vorigen Abhandlung in diesen Jahrbüchern.

Teile des Blattes auftreten, durch eine neue kleine Querwunde unterbricht, wie es die Fig. 3*a* und 6*a*, Taf. IX, kurz vor der Operation gezeichnet, angeben, so sieht man nachher (vgl. die Fig. 3*b* und 6*c*), daß dort die Stockung der Ströme jetzt unterhalb dieser Wunde auftritt, als Beweis, daß hier die wirkende Kraft eine akropetale Richtung hatte.

Noch deutlicher zeigt sich der Gegensatz mit dem, was im ersten Teile des Blattes vorgeht, wenn man die neue Verwundung bis in diesen ersten Teil fortsetzt, wie es Fig. 13*a* und 13*b*, Taf. I zeigen: dann tritt nämlich die Stockung im ersten Abschnitte oberhalb dieser kleinen Wunde auf, also wie gewöhnlich, im zweiten dagegen unterhalb dieser.

Diese Resultate scheinen daher zu zeigen, daß die beschriebenen Versuche zur völligen Umkehrung der Polarität im mittleren Teile des Blattes geführt hatten. Auch ich habe kurze Zeit diese Meinung gehegt, bis weitere Beobachtungen mich anders belehrten.

Die erste dieser Wahrnehmungen war folgende: Am Blatte, welches in Fig. 4*a*, Taf. IX gezeichnet ist, hatten sich, nachdem die Hakenwunden gemacht waren, und während sich die vollständige Kommunikation zwischen Blattspitze und Basis durch einen N-förmigen Strom ausbildete, mehrere Prolifikationen gebildet; eine (*B*) entsproßt dem oberen Ende des mittleren Abschnittes. Aus ihrem Stiel traten drei deutliche Plasmaströme hervor, welche also in den mittleren Blattteil übertraten. Sie nahmen dabei aber nicht den gleichen Weg: zwei von ihnen richteten sich basalwärts, während der dritte zur Seite abbog. Dieser wurde von dem von unten kommenden Strom mitgeschleppt und so in den dritten Abschnitt hinüber geführt. Das Hinuntergehen der beiden andern Ströme kann ich mich nur erklären durch die Annahme, daß wenigstens an jener Stelle des mittleren Abschnittes die normale Polarität, also die basipetale Impulsion, unverändert erhalten geblieben war; die scheinbare physiologische „Umkehrung" konnte also keine wirkliche gewesen sein[1]).

Es fragt sich jetzt aber, wie die inverse Entwicklung der Ströme in jenem mittleren Abschnitte bei unveränderter Polarität zu erklären sei? Ich bin dabei zu folgender Vorstellung für die

1) Eine andere, aber sehr ähnliche Beobachtung, welche zum nämlichen Schlusse führt, wird später (p. 412) besprochen werden; eine dritte wird im folgenden Abschnitt (p. 437) zur Erwähnung kommen.

allgemeinen Ergebnisse der Veränderungen gelangt, welche der Stromverlauf durch Wunden erleidet.

Die Teile des Blattes, welche oberhalb der oberen Querwunde liegen, zusammen mit den dort angehefteten Prolifikationen, üben eine basipetal wirkende Kraft aus. Da jede Stelle des Blattes und der Prolifikationen für sich wirkt, so ist diese Impulsion (ceteris paribus) um so kräftiger, je größer die gesamte Oberfläche der Blätter ist, welche dabei mitwirkt. Unter diesem Einfluß bildet sich der Längsstrom im ersten Blattabschnitt aus, welcher unterwegs auch noch die seitwärts liegenden Ströme aus diesem Abschnitt in sich aufnimmt (vgl. zB. Fig. 6*a*, 13*a*).

Trifft dieser Strom nun auf die untere Querwunde, so muß er seitlich einen Ausweg suchen, weil die ihn treibende Kraft ihm nicht gestattet an dieser Stelle plötzlich aufzuhören. So zwingen die Wunden ihn dann, sich umzubiegen und im mittleren Abschnitte zurückzulaufen. Dann stößt er dort aber auf ganz andere Verhältnisse, wie sie im ersten Teile herrschten; denn da jedes Blattstückchen auch im zweiten Blattteile seine basipetale Impulsion unverändert beibehalten hat, wirkt diese also der treibenden Kraft der reflektierten Ströme an jedem Punkte entgegen und schwächt ihn unaufhörlich. Es hängt dann also von der Größe dieser Kraft im Verhältnis zur Intensität der Impulsionen an jeder Blattstelle und von der Länge des Weges, welche unter solchen ungünstigen Umständen zurückgelegt werden muß, ab, ob die Kraft die normale Impulsion besiegen oder diese hingegen die Kraft allmählich vernichten wird.

Ist der Strom schwach und der Weg zu lang (in meinen Versuchen war zB. 50 mm eine zu große Entfernung), so wird der Strom zwar versuchen, sich nach oben hin zu entwickeln, doch es wird ihm nur zum Teil gelingen, denn er wird überwunden sein, bevor er das obere Ende der zweiten Längswunde erreicht hat.

Ist der von unten kommende Strom dagegen kräftig, und ist der Weg nicht zu lang, so wird er seine Bahn hinauf verfolgen bis zur Übergangsstelle in den dritten Abschnitt.

Hat er es so weit gebracht, so werden die Bedingungen mit einmal wieder so günstig wie im ersten Teile, da jetzt die Impulsion jedes Blattstückchens wiederum mitwirkt, ihn in der gewünschten Richtung zu treiben. Er schließt sich dann rasch den schon vorhandenen Strömen an, und die „Umkehrung“ ist vollzogen.

Aus dem Obigen erhellt, daß auch die Annahme eines Unverändertbleibens der basipetalen Impulsion im mittleren Abschnitt der Blätter bei jenen Versuchen eine ungezwungene Erklärung der inversen Ausbildung der Ströme an jener Stelle zuläßt.

B. Versuche mit umgekehrt gestellten Blättern.

Als die oben beschriebenen Versuche gezeigt hatten, daß es durch Wunden gelingt, die Plasmaströme zu veranlassen, sich in einer inversen Richtung zu entwickeln, wünschte ich zu untersuchen, ob eine entgegengesetzte Wirkung der Schwerkraft ein ähnliches Resultat hervorzurufen imstande wäre.

Die Frage war also die: wie verhalten sich *Caulerpa*-Pflanzen, wenn man sie in inverser Stellung wachsen läßt?

Richtet man den Versuch so ein, daß man eine vollständig unverwundete, also mit Rhizom und Rhizoiden versehene Pflanze umgekehrt pflanzt, mit den Blattspitzen einige Millimeter tief in Schlamm eingegraben, so hat der Versuch keinen Erfolg. Die eingepflanzten Spitzen waren schon nach einigen Stunden blaßgrün geworden, eine allgemeine Erscheinung bei partieller Verdunklung der Blätter von *Caulerpa*; doch sonst zeigte die Pflanze auch nach sechs Wochen nicht die geringste Änderung. Nur das Rhizom war ein wenig gewachsen und hatte ein neues Blättchen hervorgebracht. Andere Neubildungen traten nicht auf, obwohl sie sonst, wenigstens an abgeschnittenen Blättern, sehr häufig und schnell gebildet werden.

Ganz andere Erfolge erhält man dagegen, wenn abgeschnittene Blätter zu den Versuchen benutzt werden; ich gebrauchte dazu entweder Stücke von Blättern oder meistens ganze Blätter, und zwar kleine wie große. Sie wurden entweder mit der Spitze (oder bei Blattabschnitten mit dem apikalen Wundrande) in Schlamm eingegraben oder auch frei aufgehängt. Daß diese Blätter sonst möglichst günstigen Lebensbedingungen ausgesetzt wurden, mag als selbstverständlich gelten. Sie waren so gestellt, daß sie Nachmittags von der Sonne beschienen wurden; die Temperatur des langsam strömenden Meerwassers wechselte wohl kaum und betrug im Minimum etwa 25° C.

Das Wachstum der Neubildungen war oft ein entsprechend schnelles. Als Beispiel erwähne ich drei Blätter, welche keine Spur von Prolifikation zeigten, als sie abgeschnitten wurden; nach

drei Tagen trugen zwei je ein Blättchen; das eine war 16 mm lang und 6 mm breit, das zweite 20 mm und 9 mm. Das dritte Blatt zeigte nach vier Tagen eine Prolifikation von 47 mm Länge bei 15 mm Breite.

Die sechs Versuche, welche angestellt wurden, werde ich zuerst einzeln kurz besprechen und dann alle erhaltenen Resultate zusammenstellen.

I. Vier kleine verkehrt-herzförmige Blätter wurden abgeschnitten und gleich nachher in Schlamm eingepflanzt. Der Erfolg war, daß zwei von ihnen Wurzeln aus der Blattspitze oder in deren Nähe hervorgehen ließen, und zwar das eine nach 9 (Fig. 14, Taf. X[1]), das andere nach 11 Tagen (Fig. 17*a*, Taf. X). Diese beiden Blätter waren 26 und 35 mm lang, den Stiel mitgerechnet; die beiden übrigen, 38 und 44 mm lang, trieben keine Wurzeln an der Blattspitze. An der Stielwunde sproßten dagegen bei allen Versuchen fast stets und meistens sehr schnell neue Rhizoiden hervor.

Außerdem bildeten jene Blätter schon recht bald neue Prolifikationen, so daß die Blätter, welche Wurzeln an der Blattspitze trugen, ein neues Individuum darstellten, welches im Verhältnis zum Normalen umgekehrt orientiert war, wie aus den zitierten Figuren ersichtlich ist.

II. Zehn kräftige, größere Blätter, 36 bis 75 mm lang, wurden mit ihren Spitzen in Schlamm eingegraben; keines trug eine Prolifikation beim Anfang des Versuchs.

Nach 11 Tagen wurden an einem der Blätter eine Anzahl Wurzeln beobachtet, wie es Fig. 16*a* und *b*, Taf. X zeigt; letztere Fig. stellt die Rückseite der Blattspitze von Fig. *a* dar. Es hatten sich also Rhizoiden an verschiedenen Stellen gebildet und zwar: mehrere (etwa 12) an der Blattspitze im Schlamme, zwei an der Stielwunde (sie waren vom Lichte abgewendet) und drei andere an zwei verschiedenen Stellen zwischen jenen Punkten. Außerdem waren zwei Prolifikationen aufgetreten, und so war auch hier ein umgekehrt orientiertes Individuum entstanden. Da aber auch oberhalb der jungen Blätter sich Wurzeln vorfanden, wurde das Blatt bei der Linie x durchgeschnitten und außerdem die Prolifikation p_2 und die darüber stehenden Wurzeln entfernt. In dem Zustande

1) Diese Zeichnung wurde aber erst nach weiteren drei Tagen angefertigt.

wurde es weiter kultiviert und später in Fig. 16*c* und *d*, Taf. X abgebildet, über welche wir weiter unten (p. 412) reden werden.

Zwei andere Blätter von den zehn hatten nachher, nach 20 Tagen ungefähr, auch Wurzeln in der Nähe der Blattspitze hervorgebracht; die Blätter waren 33 und 45 mm lang. Die übrigen sieben Blätter, 50 bis 75 mm lang, hatten dagegen keine Wurzeln bei der Blattspitze gebildet, und einzelne selbst auch nicht nahe an der Stielwunde. Sie hatten aber Rhizome und Prolifikationen hervorgebracht, und zwar alle nach ein und demselben Typus, welcher von der Figur 20, Taf. X veranschaulicht wird. Daß auch diese Blätter ganz kräftig waren, geht zB. noch aus der Figur hervor; der punktierte Umriß der jungen Prolifikation, und eine solche Linie quer über das Rhizom verlaufend geben die Dimensionen an, welche diese Organe erst fünf Tage früher erreicht hatten.

III. Vier ziemlich junge und schmale Blätter von etwa 50 bis 60 mm Länge wurden mit den Spitzen im Schlamm vergraben. Zwei dieser Blätter bildeten Wurzeln nahe an der Spitze, und zwar das eine schon nach 6, das andere nach 10 Tagen.

IV. Zu diesem Versuch benutzte ich Blattstücke; fünf Blätter (nicht zu groß) wurden quer mitten durchgeschnitten. Alsdann wurden die zehn Hälften, jede für sich, einige mm weit in den Schlamm eingesetzt. Da stets die Wundfläche eingegraben wurde, standen die Blattspitzen aufrecht, die Blattbasen dagegen umgekehrt[1]). Von den letzteren hatten alle nach 9 Tagen neue Prolifikationen auf der Blattfläche gebildet, an verschiedenen Stellen zwischen Wunde und Stiel. Zwei hatten außerdem Wurzeln hervortreten lassen, und diese entsprangen bei dem einen ganz nahe am Wundrande, beim zweiten dagegen in etwa 8 mm Distanz; letztere waren oberhalb des Schlammes gebildet, doch beim Herunterwachsen darin eingedrungen. Nach weiteren vier Tagen waren an noch zwei Stücken Wurzeln hervorgesproßt. Die letzte der benutzten Blatthälften hatte keine Wurzeln gebildet; sie war schwächer wie die übrigen.

Fig. 15, Taf. X zeigt eins jener Blattstücke, jedoch mehrere Tage später und nach weiterem experimentellen Eingreifen (vgl. p. 412).

1) Wakker (a. a. O., p. 250) stellte ähnliche Versuche an mit neun Stücken, mitten aus Blättern herausgeschnitten. Vier bildeten an dem organisch unteren Wundrande Wurzeln, die fünf übrigen nicht. Blattbildung trat dagegen an den gesteckten Blättern niemals ein.



V. 40 kräftige, frisch aus dem Meere heraufgebrachte Blätter von 50 bis 70 mm Länge wurden abgeschnitten; sie hatten breite, weiße Spitzen und waren also in kräftigem Wachstum begriffen. Die eine Hälfte dieser Blätter wurde mit den Spitzen in Schlamm eingegraben; die andere Hälfte stand zwar auch umgekehrt und unter vollkommen ähnlichen Umständen, aber ohne Schlamm. Daß sie alle das Vermögen besaßen, Wurzeln zu bilden, zeigte sich recht bald: schon nach zwei Tagen hatten 10 der Blätter Rhizoiden hervorgebracht, und am folgenden Tage waren sie bei 36 vorhanden; sie fehlten also nur bei 4 der Blätter; diese waren nicht mit Schlamm in Berührung. Alle diese Wurzeln traten jedoch nur an der Stielwunde hervor.

Prolifikationen wurden nachher auch in großer Anzahl gebildet, doch traten an der Blattspitze keine Wurzeln auf. Schließlich, nach 22 Tagen, beim Ende des Versuchs, hatten nur drei Blätter, welche alle mit der Spitze im Schlamm steckten, einzelne weitere Wurzeln gebildet und zwar zeigte:

das eine Blatt ein Rhizoid auf $^1/_4$ der Blattlänge (von der Stielwunde aus gemessen);

das zweite Blatt drei Rhizoiden, und zwar eines auf $^1/_3$ und zwei auf $^4/_5$ der Länge;

das dritte Blatt eines etwa auf der Mitte der Blattspreite.

Bei diesen drei hatten sich die Rhizoiden also den Blattspitzen genähert, ohne sie aber erreicht zu haben. Hätte der Versuch länger dauern können, so würden wohl noch mehr Blätter Rhizoide auf den Blattflächen gebildet haben.

VI. 13 größere, nicht proliferierende Blätter, 50 bis 200 mm lang, wurden mittels Fäden an Glashäkchen frei, aber umgekehrt, aufgehängt; die vertikale Lage jedes Blattes wurde durch ein Gewichtchen von Glas hergestellt, welches, in einen feinen, umgebogenen Faden endigend, nahe an der Spitze durch das Blatt gesteckt wurde. Die Blätter waren einer möglichst günstigen Beleuchtung ausgesetzt.

Während den 30 Tagen, welche der Versuch währte, bildeten sich verschiedene Prolifikationen, sowie auch Rhizome und Rhizoide; bei einem der Blätter fand sich schon nach zwei Tagen eine junge Prolifikation vor, 22 mm lang und 5 mm breit. Im allgemeinen verhielten sie sich dem Blatte der Fig. 20, Taf. X, welches eines

von ihnen darstellt, sehr ähnlich[1]); die Rhizoiden entstanden bei den meisten schon nach einigen Tagen an den Stielwunden; später bildeten sie sich auch auf den Blattflächen aus, und schließlich brach selbst eines 5 mm unter der Blattspitze hervor. Die Prolifikationen traten in verschiedenen Entfernungen von der Blattbasis auf. Bei der kleineren Hälfte dieser 13 Blätter standen die Rhizoiden den Blattspitzen näher als die Prolifikationen auf dem nämlichen Blatte. Es waren fast alles kürzere Blätter, welche dieses Verhalten zeigten; die Entfernung der Ansatzstellen der Rhizoiden von der Blattbasis betrug 20 bis 57 mm; um so viel waren also, durch die inverse Einwirkung der Schwerkraft, die Ansatzstellen apikalwärts verschoben.

Von einigen Blättern, zumal von den längeren, starb die Blattspitze ab, oder sie entleerte sich, wie es vorhin für den mittleren Abschnitt der Fig. 9 beschrieben wurde (p. 401). —

Nach dieser kurzen Übersicht der allgemeinen Resultate wollen wir sie zusammen genauer besprechen.

Alle die Versuche zeigten, daß abgeschnittene Blätter, welche in inverser Stellung verweilen, stets Erscheinungen zeigen, welche an aufrecht stehenden Blättern niemals zutage treten.

Die Strombündel lieferten uns die ersten Anzeichen: die Ströme, welche aus den während des Versuchs gebildeten Prolifikationen heraustraten, richteten sich nämlich teilweise der Blattspitze zu, wie es die Fig. 14 und 18, Taf. X zeigen. Bei einem der Versuche (II) richtete sich im Mittel ungefähr ein Drittel der Ströme apikalwärts, während zwei Drittel zum Blattstiel gingen, und nur bei einem der Blätter nahm das ganze Bündel seinen Weg zur Blattbasis.

Auch beim Versuch V richtete sich in allen Blättern ein Teil der Plasmaströme aus den Prolifikationen nach der Blattspitze; in einzelnen Fällen war das nach der Spitze gehende Bündel selbst deutlich stärker wie das zur Blattbasis gehende.

1) An diesen 13 Blättern (7 hatten eine ausgerandete Spitze) hatte sich nämlich je ein Rhizom gebildet, welches folgenderweise eingefügt war:

bei 1 Blatt: am Blattstiel;

bei 8 Blättern: an der Grenze von Stiel und Spreite, also bei *1* in Fig. 20;

bei 3 Blättern: auf dem dreieckigen unteren Teil der Spreite, also zwischen *1* und *2* in Fig. 20, und

bei dem letzten der Blätter: genau an der Basis dieses Dreiecks.

Also bei 12 der 13 Blätter entstanden die Rhizome in der Gegend, wo der Blattstiel in die Spreite überging.

Wenn die Blättchen kurz waren und apikale Wurzeln gebildet hatten, so liefen diese Ströme bisweilen bis zu jenen Wurzeln hinunter (wie zB. in Fig. 16*c*, Taf. X), doch erreichten auch vielfach nur einige dieses Ziel (vgl. Fig. 14). Die übrigen dagegen verfolgten ihren Weg nur eine gewisse Strecke weit, bogen sich dann in einer oft starken Krümmung um und richteten sich nach dem Blattstiel zu; in solchen Fällen bildeten sich also Schlingen, wie man solche in Fig. 14 und 18 sieht. Bei den kräftigen Blättern sah ich solche Schlingen bis zu einer Länge von etwa 10 mm. Die Blätter, welche von den Fig. 14 (Versuch I) und 16 (Versuch II) wiedergegeben werden, verweilten mit den Spitzen im Schlamm; das Blatt der Fig. 18 hing aber frei im Meereswasser (Versuch VI). Da in diesem letzteren Fall also eine Nahrungsaufnahme aus dem Boden ausgeschlossen war[1]), so muß man hier die veränderte Richtung der Schwerkraft allein dafür verantwortlich machen.

Wie dem aber auch sei, die Beobachtung lehrt, daß Strombündel von den neuen Prolifikationen aus sich der Blattspitze zuwandten. Ob sie dabei einer akropetalen Impulsion gehorchten, kann man wieder erfahren, wenn man jene Bündel durch eine Querwunde unterbricht. Solches geschah zum Beispiel im Blatte von Fig. 16*c*, welche gezeichnet wurde kurze Zeit bevor die Wunde an der angegebenen Stelle gemacht wurde. Fig. 16*d*, einige Tage später gezeichnet, zeigt, daß nun an der basalen Seite der Wunde die Stockung stattfand, während die Ströme an deren apikalen Seite verschwanden. Ein solches Verhalten, welches dem aufrecht wachsender Blätter entgegengesetzt ist, scheint also zu beweisen, daß wenigstens stellenweise, nämlich in der rechten Blatthälfte, die Polarität zufolge der Versuchsanstellung umgekehrt wurde.

Dennoch meine ich auch hier an der Richtigkeit einer solchen Konklusion zweifeln zu müssen, und zwar auf Grund einer ähnlichen Beobachtung, wie sie früher (p. 405) bei der Besprechung schwer verwundeter Blätter beschrieben wurde.

Eines der Blätter aus dem Versuch IV zeigte nämlich folgendes (vgl. Fig. 15, Taf. X): Nachdem dieses Blattstück mit der Schnitt-

1) *Caulerpa*-Pflanzen, welche man, mit dem an den Rhizoiden haftenden Schlamme, in die Bassins verpflanzt, wachsen sehr bald kräftig weiter; dieses ist aber nicht der Fall, wenn man die Wurzeln erst reinigt, was nicht ohne schwere Verletzung gelingt; solche Pflanzen entwickeln sich erst dann wieder gut, wenn sie neue Rhizoide im Schlamm gebildet haben, bis zu der Zeit wachsen sie nicht oder nur kümmerlich weiter.

fläche in Schlamm eingepflanzt war, sich dort Rhizoide gebildet hatten, sowie höher hinauf einige Prolifikationen, von welch letzteren Strombündel zu den Rhizoiden verliefen, wurden diese Ströme durch eine Querwunde unterbrochen.

Der Erfolg war ein ähnlicher wie bei der Fig. 16, nur etwas weniger deutlich. Nachher erschien noch eine weitere Prolifikation, *A*, unterhalb der Wunde (also apikalwärts); von dieser gingen auch verschiedene Ströme aus: die meisten, und die dünneren, liefen zusammen als ein schmales Bündel hinunter, den Rhizoiden zu, doch ein stärkerer Strom richtete sich schief hinauf nach der Wunde; er lief dann eine Strecke an dieser entlang bis zur Wundecke, um sich mit scharfer Krümmung hinaufzubiegen und geradewegs zum Blattstiel zu gehen. An der Wundecke nahm der Strom auch noch ein Bündel Strömchen auf, welche von den gerade darunter liegenden Wurzeln kamen. Ein zweiter Strom, von den unteren Rhizoiden kommend, zeigte, der Hauptsache nach, ein ähnliches Verhalten. Diese beiden Ströme verhielten sich also ganz den zuvor besprochenen entgegengesetzt: sie erlitten eine Stockung an der apikalen Seite der Querwunde, also wie normal, und dieses deutet, meiner Ansicht nach, darauf hin, daß auch in jenem zwar physiologisch „umgekehrten“ Blatte die normale Polarität unverändert erhalten war.

Also auch an jenen Blattstellen, wo Erscheinungen inverser Natur beobachtet wurden, zeigte sich die normale Polarität vorhanden, obwohl meistens verdeckt. Daß diese keine Veränderung erlitten hatte an jenen Stellen, wo das invers gestellte Blatt sich dem aufrecht stehenden ähnlich betrug, braucht wohl kaum ausführlich erörtert zu werden. Daß der größte Teil der aus den Prolifikationen heraustretenden Ströme sich fast immer zum Blattstiele richtete, das Auftreten von Schlingen, ähnlich solchen von Fig. 12 (vgl. p. 402), und das Entleeren der apikalen Teile zeigen dieses außerdem noch in überzeugender Weise.

Als allgemeines Resultat der beschriebenen Versuche ist schließlich noch hervorzuheben, daß das Gelingen der „Umkehr“-Versuche mit invers gestellten Blättern in hohem Maße mit der Länge der benutzten Blätter zusammenhängt.

Die erwähnten sechs Versuche lieferten nämlich in dieser Beziehung folgende Resultate:

Von den vier ganzen Blättern, welche mit den Spitzen in Schlamm gepflanzt wurden (Versuch I), waren zwei nach 9 und

11 Tagen „umgekehrt“. Es waren diese Blätter 26 und 35 mm lang; die beiden übrigen, 38 und 44 mm lang, zeigten diesen Erfolg nicht.

Von den zehn größeren, ganzen Blättern des Versuchs II waren in 11 bis 20 Tagen drei „umgekehrt“; Länge 36, 45 und 45 mm; Die übrigen, welche innerhalb der 20 Tage kein positives Resultat zeigten, waren 50, 51, 54, 56, 61, 66 und 75 mm lang.

Nur in diesen Versuchen erschienen die Wurzeln bis nahe an der Blattspitze; bei den übrigen Versuchen dagegen, bei welchen ganze Blätter benutzt wurden (III, V, VI), und welche alle länger waren als die soeben erwähnten, zeigten die Wurzeln sich nur bis zu einer gewissen, oft ziemlich großen Distanz von der Blattspitze. Wenn wir dennoch ein solches Blatt bequemlichkeitshalber „umgekehrt“ nennen, wenn die Wurzeln weiter bis an die Spitze hervortraten als die höchste Prolifikation, so ergab sich, daß:

beim Versuch VI mit den 13 großen Blättern, welche frei aufgehängt wurden (vgl. p. 410), zwei Blätter gar keine Rhizoiden gebildet hatten; daß von den 5 größeren Blättern 4 nicht „umgekehrt“ waren (Länge 200, 140, 130, 130 mm), daß beim letzten (157 mm lang) Wurzeln und Prolifikation gleich hoch standen, und daß von den 6 kleineren auch bei einem (100 mm lang) der letztere Fall eingetreten war, während alle 5 übrigen (121, 96, 88, 80, 50 cm lang) „umgekehrt“ waren;

und beim Versuch V, mit 40 jungen, aber ganz kräftigen Blättern (50—70 mm), von welchen 20 mit der Spitze im Schlamm standen, und die 20 übrigen nicht (vgl. p. 410), sich nach 22 Tagen (bei meiner Abreise) noch kein Erfolg zeigte; nur bei 3 waren Würzelchen erschienen, auf $^1/_4$ bis $^4/_5$ der Blattlänge, von dem Blattstiel aus gemessen. Diese drei könnten also auch in obigem Sinne „umgekehrt“ genannt werden.

Nur ein Versuch (IV) wurde mit fünf halbierten Blättern angestellt, bei welchen die unteren Hälften mit der oberen Schnittfläche (also invers) in Schlamm gestellt wurden. Diese lieferten ein relativ günstigeres Resultat wie die vorher erwähnten Versuche mit ganzen Blättern, da vier dieser Blattstücke Würzelchen nahe an der Schnittfläche hervorgehen ließen; Fig. 15, Taf. X ist eines von ihnen.

Daß in diesem Falle fast alle Blatthälften die erwünschte Erscheinung zeigten, muß, wenn es nicht auf Zufall beruht, wohl größtenteils ihrer geringen Länge zugeschrieben werden: sie waren

nur 19 bis 30 mm lang. Außerdem mag dabei aber auch noch ein anderer Einfluß wirksam gewesen sein, und zwar die schwere Verwundung, welche das Blatt bei seiner Halbierung erlitt. Wir werden im zweiten Abschnitt sehen, welchen großen Einfluß eine solche Verwundung auf das Protoplasma und die Organbildung bei *Caulerpa* hat. Vergleichende Versuche, um einen solchen Einfluß von Verwundungen auf die „Umkehrung" festzustellen, mußten aber wegen Zeitmangel unterlassen werden.

Alles zusammengenommen lehren die Versuche also, daß bei inverser Stellung abgeschnittener Blätter eine völlige „Umkehrung", wobei also Wurzeln an oder ganz nahe bei den Blattspitzen entstehen, nur bei kleineren Blättern auftritt, daß bei etwas größeren Blättern die Würzelchen zwar etwas höher als die höchsten Prolifikationen auftreten können, ohne aber bis zur Blattspitze zu gelangen, und daß bei ganz großen Blättern auch dieses nicht auftritt.

Es wurde hierbei also ein ähnliches Resultat erzielt wie bei den doppelten Hakenwunden (p. 400 ff.), denn auch dort war das Gelingen abhängig von der Länge des mittleren Blattteiles, welchen der heraufgehende Strom zu passieren hatte.

Bei dem zuletzt erwähnten Versuch (VI) traten die Rhizoiden auf dem Blatte erst nach etwa 20 Tagen auf; hierbei wurde beobachtet, daß bei einigen Blättern die Würzelchen nacheinander hervorkamen und stets näher an die Blattspitze heranrückten; sie waren dann auch um so kürzer, je weiter sie von der Blattbasis entfernt waren. Hierin äußerte sich also auch die Einwirkung der Schwerkraft, und dieses läßt mich vermuten, daß bei längerer Versuchsdauer schließlich auch Würzelchen ganz in der Nähe der Blattspitze würden aufgetreten sein, wenigstens wenn diese Blätter nach so langer Kultur ohne Berührung mit dem Schlamme noch kräftig genug dazu gewesen wären.

Diesem Verhalten der Rhizoiden gegenüber muß daran erinnert werden, daß, wie auf p. 411 (Note) hervorgehoben wurde, die Rhizome hingegen stets dicht an der Blattbasis entstanden, sodaß ihr Entstehungsort also nicht von der Wirkung der Schwerkraft beeinflußt wurde, ebensowenig als sich solches für die Prolifikationen feststellen ließ. Diesem Gegensatz im Verhalten der Blätter und der Rhizoiden ist es also zuzuschreiben, daß die „Umkehrung" in den erwähnten Blättern überhaupt stattfand.

Bei drei der Blätter aus dem erwähnten Versuche VI (p. 410) waren Rhizoiden aus der Blattfläche hervorgetreten, auf ungefähr gleicher Höhe wie eine Prolifikation, welche sich aber an der andern Seite der Mittellinie befand. Dieses Verhalten veranlaßte mich die Frage zu stellen, wie sich das Blatt und speziell die Protoplasmaströme verhalten würden, wenn der jene Organe tragende Blattteil herausgeschnitten und getrennt von allen übrigen Rhizoiden und Prolifikationen für sich weiter kultiviert würde, mit dem Rhizoid im Schlamme eingegraben.

Da zahllose Protoplasmastränge in jeder Richtung das Blatt durchkreuzen und eine direkte, wenn auch schwache, Verbindung zwischen je zwei beliebigen Punkten desselben darstellen, wäre es möglich, daß durch Verstärkung der in geeigneter Richtung verlaufenden Ströme ein quergestellter Strom von genügender Stärke entstände. Anderseits wäre es aber auch möglich, daß die basipetale Impulsion, welche sich, wie wir sahen, an jeder Stelle des Blattes geltend macht, eine solche querverlaufende Verbindung nicht zustande kommen ließe.

Die Blätter hatten zuvor während 24 Tagen in inverser Stellung verweilt; obwohl die Versuche noch nicht ganz zu Ende waren, als ich Neapel verließ, so war doch das Resultat vollkommen deutlich: in keinem der Fälle trat nämlich eine quere Verbindung zwischen Rhizoid und Prolifikation auf.

Beim ersten dieser Versuche wurde ein Mittelstück aus dem Blatte herausgeschnitten, 21 mm lang, welches ein Rhizoid und eine Prolifikation trug; sie waren etwa 8 mm voneinander, und beide 7 mm von der basalen Wunde entfernt. Fig. 27*a*, Taf. XI zeigt, wie das Blattstück einen Tag später aussah. Die roten punktierten Linien umschließen die heller gewordenen Stellen auf dem Blatte, welche im nächsten Abschnitt ausführlicher behandelt werden. Vier Tage später, Fig. 27*b*, waren zwei neue Rhizome aufgetreten (R_1 und R_2), sowie drei Rhizoiden (r_2—r_4), die letzteren auf der Rückseite des Blattes. Das Stromsystem hatte eine deutliche Veränderung erlitten, welche hauptsächlich darin bestand, daß ein kleines Bündel je aus der Prolifikation und aus dem benachbarten Rhizome (R_1) herunterging, aber ohne jede Verbindung unter sich; sie waren noch nicht bis zum Wundrande vorgedrungen. Wiederum fünf Tage später (vgl. Fig. 27*c*) war das Bündel aus der Prolifikation mit dem Rhizome (R_1, schon 9 mm lang) und den Rhizoiden (r_2—r_4) in Verbindung getreten, wie es der Stromverlauf zeigt, doch es

nahm seinen Weg über die Wunde. Anstatt einer direkten, queren Verbindung von nur 1 1/2 mm Länge stellte sich eine indirekte Verbindung von 14 mm Länge ein; daß diese hauptsächlich der Längsrichtung des Blattes folgte, muß wohl der basipetalen Impulsion zugeschrieben werden.

Der mittlere Teil des Blattabschnittes war aus einer unbekannten Ursache abgestorben; der rechte Teil war schwächlich und zeigte nichts Bemerkenswertes.

Das zweite Blatt, ursprünglich 96 mm lang, trug eine Prolifikation nahe an der Mittellinie und fünf kleine Rhizoiden (Fig. 28, r_1—r_5, Taf. XI); der untere Teil wurde entfernt, etwa 7 mm unter der Prolifikation. Vier Tage später trat ein junges Rhizom (*R*) aus der Blattfläche hervor, welches in einer Entfernung von 5 mm schief über der Anheftungsstelle der Prolifikation stand.

Keiner der Ströme bildete eine Verbindung zwischen der Prolifikation und dem jungen Rhizome. Die von der Blattspitze herunterkommenden stärkeren Ströme drangen, kaum verändert, bis zum Wundrande vor, kehrten dann um und liefen dicht neben dem Rhizome vorbei; sie ließen auch die aus der Prolifikation heraustretenden Ströme unberührt. Von diesen letzteren Strömen ging einer hinauf, um unter einer toten Stelle am Rande zurückzukehren, während ein Bündel feinerer Ströme sich direkt auf die basale Wunde richtete. Sie erreichten diese aber nicht, da die Ströme sich an der Spitze allmählich verjüngten, wie dieses überhaupt stets bei jungen Bündeln der Fall ist. Das Rhizoid r_6 war damals aber noch nicht vorhanden, doch bildete es sich etwa zwei Tage später aus: man sieht aber, wie das Bündel genau nach der Stelle gerichtet war, wo das Würzelchen nachher entstand, und wie es seine Bildung sozusagen vorbereitete.

Eine direkte Kommunikation der Rhizoiden mit der Prolifikation war also nicht hergestellt, ebensowenig wie eine solche mit dem neuen Rhizome; im Gegenteil versuchte die Prolifikation es, durch Neubildung eines Rhizoids (r_6) am Wundrande, sich als physiologisch selbständiges Individuum zu isolieren.

Das dritte Blatt lieferte ein ganz ähnliches Resultat: Es hatte, so wie die vorigen, zuvor während 24 Tagen in umgekehrter Stellung verweilt und zeigte sich beim Anfang des Versuchs, wie Fig. 29*a*, Taf. XI es angibt: oberhalb der punktierten Linie befand sich also eine Prolifikation in einer Entfernung von 11 mm, und in schiefer Richtung unter dieser ein kräftiges Rhizoid (r_1), etwa 5 mm über der

Linie; die direkte Distanz beider Organe betrug etwa 9 mm. Die Blattspitze hatte sich entleert und war dadurch zum Teil abgestorben.

Der untere Blattabschnitt wurde nun längs der punktierten Linie entfernt, und der obere Teil weiter kultiviert. Vier Tage später zeigte das Blattstück folgendes (Fig. 29*b*): Ein junges Rhizom (R_1) hatte sich eben gebildet. So wie in dem Blatte von Fig. 27*b* ging auch hier von der Prolifikation und vom Rhizom ein kleines Strombündel hinunter, welches an der Wunde umkehrte. Die Wundecken zeigten je eine weißliche Stelle, wie es die roten Linien angeben, und einige ähnliche weiße Ströme befanden sich in der Mitte. Von dem Anfang einer Verbindung zwischen Prolifikation und Rhizoid war also noch keine Spur zu sehen. Ebensowenig trat eine solche nach weiteren vier Tagen auf (vgl. Fig. 29*c*). R_1 war kräftig weiter gewachsen und ein zweites Rhizom (R_2) hatte sich 4 mm oberhalb der Prolifikation gebildet, doch prinzipiell war der Stromverlauf nicht verändert; quantitativ hatten die weißlichen Ströme[1]) den grünen gegenüber sehr zugenommen, denn nur die Bündel, welche von der Prolifikation und den beiden Rhizomen heruntergingen, waren noch grün.

Alle sichtbaren Ströme verliefen in der Längsrichtung; Kommunikationen mit den neuen Rhizomen traten auf: R_2 setzte sich in Verbindung mit der Prolifikation, R_1 mit dem Rhizoid. In beiden Fällen nahmen die Verbindungsströme aber ihren Weg zuerst zur basalen Wunde; anstatt also den direkten Weg zu nehmen, welcher nur 5, resp. 4 mm lang war, wählten sie einen solchen von 26 resp. 13 mm. Eine gegenseitige Verbindung zwischen den beiden Stromsystemen blieb außerdem völlig aus, und so machte das Blatt Anstalten, sich zu zwei physiologisch fast ganz getrennten Individuen auszubilden. Es wurde dieses noch deutlicher, als sich nach weiteren zwei Tagen auch noch drei neue Rhizoide gebildet hatten (r_2—r_4); denn das letzte und stärkste (r_4) trat am Wundrande hervor, genau an der Stelle, wo das von der Prolifikation herunterlaufende Bündel die Wunde erreichte (also ganz wie in Fig. 28). Diese Rhizoide sind zwar in Fig. 29*c* gezeichnet, waren aber in dem Augenblick noch nicht aufgetreten.

Alle diese Versuche führen also zu dem Schluß, daß nicht nur

---

1) Warum die meisten der Ströme in dieser Figur rot gezeichnet sind, wird im zweiten Abschnitt besprochen werden.

das Zustandekommen eines verstärkten direkten, querverlaufenden Verbindungsstroms zwischen der Prolifikation und dem neben ihr stehenden Rhizoid ausbleibt, aber daß auch von einer indirekten Verbindung auf dem Weg über die Wunde keine Rede ist. Die Ströme werden geradewegs zur basalen Wunde geführt, und so tritt jedes der beiden Organe für sich in eine sehr indirekte Kommunikation mit einem der neuen Rhizome, welche sich in der Zwischenzeit entwickelt hatten. Ich meine hieraus schließen zu dürfen, daß die basipetale Impulsion im Blatte eine so kräftige ist, daß sie keine intensive Querverbindung gestattet, wenn eine Längsverbindung, sei es auch eine viel umständlichere, noch möglich ist. Das Blattstück löst sich in zwei morphologisch verbundene, aber physiologisch fast unabhängige Individuen auf, anstatt durch eine direkte Verbindung zwischen Prolifikation und Rhizoid die Weiterentwicklung des bestehenden Individuums zu veranlassen.

Es wurde mehrmals erwähnt (zB. p. 401), daß Ströme, welche auf eine Querwunde stoßen, sich nicht selten krümmen, um dann wieder zurückzukehren. Es hat den Anschein, als wenn die Ströme von der Wunde reflektiert werden, ein Vergleich, welcher um so passender ist, als spezielle Versuche lehrten, daß die Wundrichtung von maßgebendem Einfluß auf die Richtung der zurückgeworfenen Ströme ist.

Am deutlichsten tritt dieses hervor, wenn große Wunden in verschiedener Richtung die Blätter durchsetzen, wenn man zB. an drei kräftigen Blättern Wunden anbringt, so daß die eine quergestellt ist, die zweite eine Λ-Form hat, und die dritte eine V-Form. Die Fig. 9 (obere Querwunde), 10 und 11 (bei diesen fehlt der untere Teil des Blattes) geben diese Wundrichtungen an und zugleich die erzielten Erfolge. Zumal in diesen Figuren sind die Ströme mit größter Genauigkeit gezeichnet.

Letztere zeigen nun, daß in Fig. 9 die ungefähr in der Längsrichtung herunterkommenden Ströme nach dem Zurückbiegen wieder in der nämlichen Richtung zurückverlaufen; in Fig. 10 biegen sich die reflektierten Ströme nach außen, während sie in Fig. 11 nach der Blattmitte konvergieren. Planspiegel würden parallele Lichtstrahlen in ähnlicher Weise reflektiert haben (vgl. Fig. 7*a*).

Ein Unterschied zeigt sich aber doch. Beim Spiegel erfolgt die Reflexion an der spiegelnden Oberfläche, bei den Wunden

fängt das Abbiegen schon in einiger Entfernung von ihr an. Bei der Reflexion an einem Punkt bleiben die Strahlen bis zu dem Punkte gerade, bei dem allmählichen Zurückwerfen biegen jedoch die Ströme schon vor der Wunde ein wenig ab und bekommen so einen bogigen Verlauf.

Umgekehrt aber beweist eben dieses frühe Abbiegen, daß der Einfluß der Wunde sich schon in einiger Entfernung fühlbar macht. Hierbei mag daran erinnert werden, daß ähnliches auch bei der Verwundung höherer Pflanzen zum Ausdruck kommt. Wenn man sieht, daß die Bildung von Wundkork in parenchymatischen Geweben stets in der Weise vor sich geht, daß die Zellwände, welche die neuen Phellogenzellen abschneiden, parallel der nächstliegenden Wundstelle sind (wie man es zB. sehr schön bei Stichwunden in Kartoffelknollen sieht), so deutet dieses auch auf einen richtenden Einfluß, welcher von der Wunde (d. h. von den der Wunde nächstliegenden lebenden Protoplasmaportionen) ausgeht und in einiger Entfernung zum Ausdruck kommt.

Bei *Caulerpa* macht dieser Einfluß sich schon in einer Distanz von etwa 2 mm vor der Wunde geltend, wie aus dem Stromverlauf, zB. in Fig. 9, ersichtlich ist. Wenn man die Richtung der zurückgeworfenen Ströme beurteilt, muß man aber im Auge behalten, zumal in Fällen konvergierender Ströme wie der unserer Fig. 11, daß diese nur einen sehr beschränkten Raum zur Verfügung haben für ihren freien Verlauf und sich also bald gegenseitig stören. Bei diesem Blatte lag die Wundspitze nicht in der Mittellinie, sondern etwas nach rechts, sodaß die linke Blatthälfte die größere, und also auch die stärkere war. Dementsprechend sieht man die an der linken Seite reflektierten Ströme auf die rechte Blatthälfte übergreifen und die rechts reflektierten etwas zur Seite schieben.

II. Polarität und Organbildung.

A. Neubildung von Organen.

1. Blätter.

Caulerpa prolifera verdankt, wie bekannt, ihren Artnamen dem Umstande, daß die sogenannten „Blätter“ normalerweise wieder neue „Blätter“ (Prolifikationen) hervorsprossen lassen, daß diese wieder aufs neue proliferieren können, usw.

Diese Prolifikationen kommen fast ausnahmslos aus der Blattfläche hervor, und nur sehr selten sieht man sie dem Rande entspringen, wie es zB. bei dem unteren Blättchen der Fig. 32, Taf. XI der Fall ist.

Die Blätter werden stets auf der Oberseite des Rhizoms gebildet, auch dann, wenn dieses sich an einem invers gestellten Blatte entwickelt hat (vgl. Fig. 20, Taf. X). Sie stehen bei kräftigen Pflanzen stets in einer ziemlich großen Entfernung von einander, 15—60 mm, werden erst ziemlich weit hinter der Rhizomspitze angelegt (Fig. 7*a*, 20) und stets an solchen Stellen, wo das Längenwachstum, welches bei allen Organen nur an der Spitze stattfindet, schon gänzlich aufgehört hat. Zwischen älteren Blättern wird auf dem Rhizom niemals ein junges Blatt angelegt.

Größe und Form der Blätter und Prolifikationen sind äußerst verschieden; dennoch kann man stets zwei Typen unterscheiden, die so scharf getrennt sind, daß man nur selten im Zweifel ist, ob man ein bestimmtes Blatt zum einen oder zum andern Typus rechnen soll. Die erste Form hat durch ihre scharf und tief ausgerandete Spitze eine ausgesprochen verkehrt-herzförmige Gestalt (vgl. zB. Fig. 2*a*, 7*a*, *c*, 9, 10, Taf. IX, Fig. 14, 17, Taf. X), die der zweiten Form sind mit abgerundeter Spitze versehen. Schon in ganz jungem Zustande treten beide Formen deutlich hervor (Fig. 7*c* das Blättchen auf B_1, Fig. 10 die zwei Blättchen auf dem unteren Blattabschnitte, Fig. 19 usw.). In Fig. 15 trifft man bei den jungen Prolifikationen beide Formen gemischt an.

Die verkehrt-herzförmigen Blätter sind meistens die kleineren (vgl. zB. das untere Blättchen der Fig. 12); bisweilen sind sie selbst sehr kurz, doch gibt es auch solche, die länger werden, bis zu 60 mm (zB. das mittlere Blatt von Fig. 2, Fig. 9, das untere Blatt von Fig. 10 usw.).

Im allgemeinen sind es aber die längeren Blätter, welche oben abgerundet sind (Fig. 12, 13*b*, 22, 23). Das größte Blatt, welches ich sah, war 210 mm lang und 22 mm breit.

Die Art und Weise, in welcher diese Blattformen an der Pflanze vorkommen, ist äußerst verschieden: als Regel könnte ich nur aufstellen, daß sehr oft die dem Rhizom aufsitzenden Blätter verkehrt-herzförmig sind, und daß fast immer die Serie der Prolifikationen mit einem Blatte mit abgerundeter Spitze abschließt.

Einige Kombinationen, welche ich an frischen (nicht kultivierten) Exemplaren beobachtete, folgen hier; dabei bedeutet:

b kurzes, verkehrt-herzförmiges Blatt, höchstens 2 cm lang und nur selten länger;

B oben abgerundetes Blatt, größer als *b*, bisweilen sehr groß, 20 cm und mehr.

Die Reihe fängt jedesmal an mit dem Blatte am Rhizom:

1. b
2. B
3. $b\ b$
4. $b\ B$
5. $B\ b$
6. $b\ B\ B$
7. $B\ B\ B$
8. $b\ b\ b\ B$
9. $b\ b\ b\ b\ b\ b\ B$
10. $b\ b\ b\ b\ b\ b\ b\ b\ B$
11. $b\ b\ b\ b\ b\ b\ b\ b\ b\ b\ B$
12. $b\langle{B \atop B}$
13. $b\ b\ b\langle{b\ b \atop B}$
14. $b\ b\ b\ b\langle{b\ b\ B \atop b\ b\ b\ B}$
15. $b\langle{b \atop b\langle{B \atop B}}$
16. $b\ b\langle{b\ b\langle{b \atop B} \atop b\langle{b\ B \atop b\langle{B \atop B}}}$
17. $b\begin{cases} b\langle{B \atop b} \\ b\ B \\ b\ b\langle{b \atop B} \end{cases}$

Man könnte leicht die Zahl der verschiedenen Kombinationen um sehr viel vergrößern; uns genügen diese aber, um die große Inkonstanz der Blattbildung hervorzuheben.

Der Regel nach proliferieren die herzförmigen Blättchen immer, die Blätter mit abgerundeter Spitze nicht; daß Ausnahmen aber vielfach vorkommen, wurde schon hervorgehoben.

In den weniger häufigen Fällen, daß Blätter mit abgerundeter Spitze proliferieren, entstehen die jungen Blättchen selten unter der Spitze (zB. in Fig. 5); meistens gehen sie an verschiedenen Stellen aus der Mitte der Blattscheibe hervor, wie es zB. das rechte Blatt der Fig. 13 auf Taf. VII meiner früheren Abhandlung zeigt.

Ein Blatt fängt erst zu proliferieren an, nachdem es zu wachsen aufgehört hat; das Sistieren des Wachstums scheint somit eine Veranlassung zum Proliferieren zu sein.

An jeder Stelle des Blattes können sich neue Blattspreiten bilden, also vom Stiele an bis zum oberen Blattrande, doch kommen nicht alle Fälle gleich häufig vor.

Drei Fälle kann man dabei unterscheiden:

1. Die Prolifikation entspringt aus dem oberen Blattrande;

2. sie geht aus der Blattfläche kurz unter der Spitze hervor;
3. sie entsteht aus der Blattfläche weiter nach der Basis hin[1]).

Prolifikation aus dem seitlichen Rande eines Blattes habe ich nie beobachtet, aus dem unteren Rande sehr selten (Fig. 32).

Die zweite dieser Möglichkeiten kann als das normale Verhältnis betrachtet werden, denn in kräftigen, unbeschädigten Pflanzen tragen die Blätter nur kurz unter der Spitze die Prolifikationen, meistens eine ungefähr in der Mittellinie (vgl. zB. Fig. 2, 10, Taf. IX), oder zwei ungefähr symmetrisch zu beiden Seiten (Fig. 7*c*, 9). Drei oder vier Prolifikationen findet man dort auch hin und wieder, doch relativ selten.

Der erste Anfang einer Prolifikation zeigt sich als ein weißes Pünktchen, welches sich von dem Dunkelgrün der Blattfläche deutlich abhebt[2]). Es wächst bald zu einem weißen, zylindrischen Fortsatz (dem Blattstiel) aus, welcher sich bei seinem weiteren Wachstum abflacht und so sich vergrößernd die Scheibe bildet.

Das Proliferieren aus dem oberen Blattrande, unser zuerst genannter Fall, wobei ein gewöhnliches, gestieltes Blatt aus dem Rande hervorsproßt, kommt selten vor; in den Fig. 36 (z. w. bei drei der vier Prolifikationen) und 31, Taf. XI findet man aber ein solches Verhalten, außerdem zeigt es auch die kleine herzförmige Prolifikation links in Fig. 12. Bisweilen kommt ein ähnlicher Fall, aber weniger deutlich, zum Vorschein, wenn das Blatt eine ungestielte Prolifikation trägt, wie zB. das große Blatt in Fig. 12 selbst eine ist; die starke Verschmälerung an der Basis gibt dann an, daß am kleinen Blättchen ein Aussprossen stattgefunden hat, statt einem normalen Weiterwachsen an der Spitze. Dieses Blatt sproßte aus der Mitte des Randes hervor. Es kann solches, zumal bei einem verkehrt-herzförmigen Blättchen, auch einseitig (Fig. 16, p_1, Taf. X) oder beiderseitig (Fig. 35, Taf. XI) auftreten; in dieser Weise bilden sich die dichotomen Blätter, wie Fig. 15, p_1, Taf. X eins zeigt.

Schwächere beiderseitige Einbuchtungen des Blattrandes kommen viel häufiger vor, so zB. oben im großen Blatte von Fig. 12, Taf. IX, in Fig. 34, weiter zweimal in Fig. 33, und ebenso zweimal an jeder der vier Prolifikationen, welche von dem langen schmalen Blatte in Fig. 36, Taf. XI getragen werden.

1) Bei ganz kurzen Blättchen sind diese beiden letzteren Fälle oft kaum von einander zu trennen.

2) Vgl. meine frühere Abhandlung p. 197.

Wenn man diese Fälle im Zusammenhang betrachtet, kann man nicht umhin, sie alle als Proliferierungen aufzufassen. Noll[1]) hat auch schon hervorgehoben, daß es gar nicht selten vorkommt, daß ein Blatt, welches im Wachstum eine Zeit lang stillgestanden hat, von neuem anfängt weiter zu wachsen, wobei die alte Membran an den Kanten gesprengt wird.

Das Hervortreten von neuen Blättern aus der Blattfläche in größerer Entfernung von der Spitze, unser dritter Fall, ist bei normalen Pflanzen nicht zu häufig; das rechte Blatt in Fig. 13, Taf. VII meiner vorigen Abhandlung trägt aber auf seinem mittleren Teil nicht weniger als sechs Prolifikationen.

Ist also das Proliferieren dicht unter der Spitze bei der normalen Pflanze Regel, so kommt es dagegen an abgeschnittenen Blättern so selten vor, daß ich es nie beobachtete, obwohl in meinen Kulturen viele Hunderte von jungen Prolifikationen gebildet werden. Wenn man erwachsene Blätter abschneidet und weiter kultiviert, so treten die neuen Blattscheiben nie auf dem oberen Viertel auf. Bei diesen Blättern scheint es, als hätte die Spitze das Vermögen, Prolifikationen zu bilden, verloren. Diese Meinung wird noch verstärkt durch die Erfahrung, daß auch von in Stücke geschnittenen Blättern der Gipfelteil keine neue Blätter bildet. In einem Versuche, welcher angestellt wurde, um das zu konstatieren, wurden zehn große, erwachsene Blätter je in drei ungefähr gleich lange Teile geschnitten und zusammen weiter kultiviert, freiliegend in einem Bassin ohne Schlamm; Fig. 32 stellt eins dieser Blätter vor, 17 Tage später. Die 10 Basalstücke brachten zusammen 16 junge Blätter hervor, von den 10 Mittelstücken trug eins keine Prolifikation, und die 9 übrigen zusammen deren 20, während sich auf keinem der 10 apikalen Stücke auch nur eine Prolifikation bildete.

Kräftig wachsende Blätter (mit weißen Spitzen also) lieferten bei ähnlicher Versuchsanstellung kein anderes Resultat.

Um mir die Erscheinungen bei der Proliferierung klar zu machen, stellte ich mir den Sachverhalt so vor: da zum Proliferieren Meristemplasma erforderlich ist, und dieses im ausgewachsenen Blatte nicht mehr differenziert, sondern mit dem übrigen vermischt ist[2]), so werden in einem solchen Blatte die Prolifikationen

1) Experimentelle Untersuchungen über das Wachstum der Zellmembran. Abhandl. der Senckenb. Naturf. Ges., 1887, Bd. XV, p. 130.

2) Vgl. hier p. 431 ff.

auftreten an solchen Stellen, welche durch andere, noch unbekannte Ursachen bestimmt werden. Die Beobachtung lehrt, daß jene Stellen sich überall, mit Ausnahme der Nähe der Blattspitzen, vorfinden können. Wird dagegen ein kräftig wachsendes Blatt abgeschnitten, so strömt alles an der Spitze liegende Meristemplasma der Basis zu (wie weiter unten näher besprochen wird), so daß selbst dieses dann außerstande ist, an der Spitze neue Prolifikationen hervorzurufen.

Wäre diese Anschauung richtig, so könnte Proliferierung in der Nähe der Blattspitze also nur dann stattfinden, wenn das Meristemplasma in der Spitze verbliebe, und, da es sich beim Abtrennen des Blattes, sowie auch nach längerem Einhalten des Wachstums von dort zurückzieht, so würde man Blätter veranlassen können, bei der Spitze zu proliferieren, wenn man das Wachstum unverletzter, kräftig wachsender Blätter auf kurze Zeit zum Stillstand bringen könnte, ohne sie abzuschneiden.

Die Richtigkeit dieser Schlußfolgerung habe ich experimentell zu prüfen versucht; die Versuchsanstellung war dabei folgende:

Von kräftigen Pflanzen, an welchen sich wachsende Blätter befanden (also solche mit weißer Spitze), wurden die übrigen markiert und dann die ganze Pflanze auf den Arbeitstisch gelegt, bis die jüngsten Blätter anfingen etwas schlaff zu werden, was nach einigen Minuten stattfand; dann wurden die Pflanzen wieder in das Bassin zurückgestellt und sich selber überlassen.

Die meisten der jungen Blätter wuchsen alsdann weiter, doch, während sie vorher nichts Abnormales zeigten, traten jetzt Wachstumsänderungen auf. Die zweite Art der Proliferierung (dicht unter dem Blattrande) trat in reiner Form auch hier niemals auf, sondern immer nur die erste Art: d. h. die Blätter wuchsen an der Spitze weiter, aber es bildeten sich dabei abweichende Gestalten aus. Drei solche Blätter werden von den Fig. 33, 34 und 35, Taf. XI wiedergegeben (die sie tragenden Blätter, welche ausgewachsen waren, wurden fortgelassen); die punktierten Linien *a* geben die Form des Blattes an, direkt vor dem Versuch.

Das Blatt von Fig. 33, zuvor oben abgerundet, war weitergewachsen und zeigte nur eine deutliche Einschnürung; das Blatt von Fig. 35, zuvor verkehrt-herzförmig, hatte zwei gesonderte Lappen gebildet, hatte sich also geteilt (ein anderes geteiltes Blatt ist p_1 von Fig. 15, Taf. X).

Nur am Blatte der Fig. 34 hatten sich außerdem zwei Prolifikationen gebildet, welche genau an der Stelle entstanden waren, wo beim Anfang des Versuchs der obere Blattrand lag; dieses kommt also dem zweiten Fall, der normalen Proliferierung, am nächsten.

Aus jenen Ergebnissen meine ich den Schluß ziehen zu können, daß die erste Weise des Proliferierens auftritt, wenn das Sistieren des Wachstums nur ganz kurze Zeit währt, einzelne Minuten zB.; daß die zweite, normale, Form sich zeigt, wenn das Wachsen etwas länger aufhört. Bei meinen Versuchen war das Wachstum also wohl nicht lange genug unterbrochen gewesen, um jene Art der Prolifikation hervorzurufen.

In solchen Fällen endlich, wo die Sistierung noch länger dauert, treten die Prolifikationen ausschließlich an mehr basal gelegenen Stellen auf und können bis zum Blattstiel heruntergehen.

Die seitlichen Einschnürungen, welche oben (p. 423) erwähnt wurden, wären also zu betrachten als Erfolge kurzer Wachstumssistierungen durch innere oder äußere Umstände. In dieser Hinsicht ist es auffallend, daß die vier gleich großen Prolifikationen an der Blattspitze in Fig. 36 je zwei solche Einschnürungen zeigen in ungefähr gleicher Lage. Die nämliche Ursache wird dann wohl bei diesen vier maßgebend gewesen sein; sie waren in einem ungenügend beleuchteten Bassin gebildet worden.

Man darf die Prolifikation dennoch nicht ausschließlich als Folge abnormaler, äußerer Umstände auffassen, denn erstens kehrt bei der normalen Pflanze die Prolifikation regelmäßig wieder, und zweitens sind bestimmt geformte Blätter (z. w. die verkehrt-herzförmigen) viel mehr zur Prolifikation vorbestimmt als solche mit abgerundeter Spitze. Beruht dieses letztere ausschließlich auf einem erblichen Charakter, oder ist es die meist etwas größere Wanddicke jener kürzeren Blättchen, welche zu einer früheren Sistierung des Wachstums führt, und dadurch die Veranlassung zur Prolifikation ist?

Erleidet ein Blatt schwere Verwundungen, dann können die neuen Prolifikationen an verschiedenen Stellen gebildet werden, so zB. in den Fig. 3, 4, 6, 8 und 15; denn alle diese Prolifikationen wurden erst nach der Verletzung angelegt.

2. Rhizome.

An der unbeschädigten Pflanze bilden sich niemals neue Rhizome; das alte Rhizom wächst an der Spitze weiter und verzweigt sich

dann und wann, aber relativ selten. Ich habe niemals eine anfangende Verzweigung beobachtet, so daß es mir unbekannt ist, ob der Seitenzweig in großer Entfernung von der Spitze (wie das Blatt) oder nahe bei dieser (wie die Rhizoide) entsteht; das letztere ist mir aber aus weiter unten zu besprechenden Gründen wahrscheinlicher.

An abgeschnittenen und stark verwundeten Blättern treten Rhizome dagegen sehr häufig auf, zumal zur geeigneten Jahreszeit; schon Wakker[1]) hat dieselben beschrieben und dabei auf die Möglichkeit der hohen Bedeutung dieser Bildung für die Fortpflanzung gezeigt. Es ist doch jetzt wohl sehr wahrscheinlich, daß sich *Caulerpa,* wenigstens im Mittelländischen Meere, ausschließlich vegetativ fortpflanzt, und zwar durch den Prozeß der Rhizombildung an abgetrennten Blättern, aus welchen Rhizomen dann je eine neue Pflanze hervorgeht[2]). Denn jedes Rhizom, durch welche Veranlassung und wo es auch entstanden ist, bildet immer sehr bald in normaler Weise Rhizoiden und Blätter (vgl. zB. Fig. 4*b*, 5, 20, 25*a* und 32).

Für die Bildung von adventiven Rhizomen ist also nur das Verhalten abgeschnittener Blätter ins Auge zu fassen[3]). An solchen Blättern oder Blattabschnitten treten sie vielfach in der Nähe der basalen Wunde hervor[4]) (Fig. 32), doch bleiben sie in vielen Fällen in einiger, wenn auch geringen Entfernung davon (vgl. Fig. 21 R_1 und R_2, 22 *R*, 23 *b*, 27 *b*, 28, 29 *b*, *c*).

Am deutlichsten zeigt sich dieses Verhalten, wenn der untere Blattabschnitt, und also auch der Blattstiel, fehlt. Ist dieser anwesend, so genießt jedoch nicht die Stielwunde, sondern der an den Stiel grenzende Blattteil, also die etwa dreieckige Basis des Blattes, einen Vorzug. Sehr deutlich geht dieses aus Fig. 20 hervor, welche einen sehr häufigen Fall darstellt (vgl. dazu p. 409 und 411), weiter aus Fig. 29*a* (die drei Rhizomstumpfe am unteren Abschnitt), sowie aus Fig. 32.

An der Blattscheibe bricht das Rhizom stets aus der Fläche

---

1) Die Neubildungen an abgeschnittenen Blättern von *Caulerpa prolifera.* Versl. en Meded. der Kon. Akad. van Wetensch., Amsterdam, Afd. Natuurkunde, 3. Reeks, Deel II, p. 262, 1886.

2) Vgl. auch meine vorige Abhandlung, p. 167.

3) Daß Klemm, a. a. O., p. 469, 477, nur höchst selten Rhizome sich an abgeschnittenen Blättern bilden sah, mag wohl von der ungünstigen Jahreszeit, in welcher seine Versuche vorgenommen wurden, herrühren.

4) Vgl. auch Wakker, a. a. O.

hervor, meist auf der Lichtseite, soweit ich beobachten konnte; am Stiel dagegen entspringt es bisweilen auch seitlich (Fig. 25*a*, 32).

Bei meinen zuvor beschriebenen Versuchen mit stark verwundeten Blättern hatte ich Gelegenheit zu beobachten, daß in solchen Fällen öfters einige bestimmte Stellen bevorzugt waren; so erstens: das Ende einer Querwunde, wenn diese an die andere Seite bis zum Blattrande ging, also wie in Fig. 7*c*, zweitens der mittlere Teil des ersten Abschnittes bei den Versuchen mit doppelten Hakenwunden (*R* in Fig. 5, 12), drittens im unteren Teil des zweiten Abschnittes bei jenen Versuchen (vgl. zB. Fig. 4*b*), und viertens in einer Passage, welche zufälligerweise offen bleibt bei der Quetschung der Blätter. Beim Versuch der Fig. 21*a* zB. waren in der großen, schiefen Wunde zwei solche Passagen offen geblieben; genau in der unteren von ihnen entstand nachher ein Rhizom. Solche Fälle sind je mehrere Male beobachtet worden, wie zB. auch in Fig. 7*a*, so daß jenes Verhalten kaum von zufälligen Umständen herrühren wird.

Auch wenn die Rhizome nicht mit dem Boden in Berührung sind, wachsen sie stets in horizontaler Richtung aus (Fig. 4*b*, 5, 20, 25*a*, 32). Stets ist die Spitze ein wenig emporgehoben (Fig. 26), doch gleicht sich diese Krümmung bei weiterem Wachstum wieder aus. Immer entstehen die Blätter nach oben zu, die Rhizoide nach unten (zB. Fig. 20), wobei wohl das Licht eine sehr wichtige Rolle spielen mag (vgl. Noll, a. a. O.).

3. Rhizoiden.

Rhizoiden finden sich normalerweise nur an den Rhizomen. Obwohl die Rhizoiden dazu dienen, die Pflanze im Schlamm zu befestigen und ihr Nährstoffe zuzuführen, so bildet das Rhizom doch stets Wurzeln, ob es mit dem Boden in Berührung ist oder nicht (vgl. Fig. 7*a*, *c*, 20, 25*a*, 32).

Für das Studium der adventiven Rhizoiden ist man fast ausschließlich auf Versuche mit abgeschnittenen oder verwundeten Blättern angewiesen. Es muß aber gleich hervorgehoben werden, daß dazu eine kräftige Ernährung erforderlich ist. Ich kann mir die Erfahrung von Klemm[1]), daß Rhizoide nur selten an abgeschnittenen Blättern gebildet werden, nur dadurch erklären, daß die Jahreszeit, in welcher er seine Versuche vornahm (März und

1) a. a. O., p. 478.

April), für physiologische Experimente mit *Caulerpa* eine sehr ungünstige ist; Wakker (a. a. O.) sah im September bis Dezember Rhizoiden an Blattstücken entstehen.

Als erste Regel kann also gelten, daß die Rhizoiden am Blatte nur infolge von Verwundungen[1]) entstehen. Nicht jede Wunde veranlaßt aber Wurzelbildung: Längswunden, selbst von erheblicher Länge, und kleine Querwunden reichen dazu nicht aus; im allgemeinen genügen solche nicht, welche, wenn auch quer verlaufend, den Blattrand nicht berühren, wie in Fig. 1, 2*a* und 2*b*.

Wenn die Wunde zu einem Blattrande geht, treten nur dann Rhizoiden auf, wenn die Wunde deutlich nach diesem Rande hin abfällt, so daß sie in der Blattmitte höher liegt. Das Rhizoid entsteht dann an der niedrigsten Stelle, also nahe am Blattrande, wie es Fig. 7*c* zeigt. Fällt die Wunde gegen die Blattmitte ab, wie in Fig. 7*a*, so treten entweder keine Rhizoiden auf, wenn die Passage neben der Wunde breit genug ist, oder sie bilden sich dicht beim Rhizom, wenn dieser Durchgang nur schmal ist; letzteres ist eben der Fall in Fig. 7*a*, und das Rhizoid entstand gleich hinter dem Rhizom, vgl. Fig. 7*b*. Auch eine relativ große Querwunde verursacht allein niemals Rhizoidbildung; die verschiedenen Versuche mit doppelten Hakenwunden beweisen es, denn oberhalb der oberen Querwunden findet man nie Rhizoide.

Regelmäßig tritt Wurzelbildung dagegen auf über der unteren Querwunde bei den genannten Hakenwunden (Fig. 4*b*, 6*b*, 8), sowie, a fortiori, wenn ganze Blätter oder Blattstücke abgeschnitten werden (Fig. 10, 11). Im allgemeinen also tritt sie ein, wenn die Kommunikation zwischen Blattspitze und Basis gehemmt oder in erheblichem Maße gestört wird.

In allen solchen Fällen erscheinen sie in nächster Nähe der Wunde, und zwar immer oberhalb dieser, also bei ganzen Blättern unten am Blattstiel (Fig. 4, 6, 14, 18); die Lage, in welcher sich die Blätter nach dem Abschneiden befinden, ist von keinem Einfluß, denn selbst bei in inverser Stellung kultivierten Blättern erscheinen sie an jenem Punkte (Fig. 14, 16, 17, 18). Oft kommen sie schon sehr bald zum Vorschein; auf p. 410 wurde beschrieben, wie von 40 abgeschnittenen Blättern nach zwei Tagen 10, nach drei Tagen schon 36 Blätter Rhizoiden an der Stielwunde trugen.

---

1) Es sei nochmals daran erinnert, daß Verwundung hier in ganz allgemeinem Sinne genommen ist, also auch solche Hemmungen umfaßt, bei welchen äußere Beschädigungen fehlen; vgl. p. 395.



Wie regelmäßig dieses Auftreten stattfindet, mag zB. Fig. 32 beweisen, wo das abgeschnittene Blatt nachher an zwei Stellen gequetscht und so physiologisch in drei ganz getrennte Stücke geteilt wurde; genau oberhalb der drei Wunden sind viele und kräftige Rhizoiden hervorgesprossen. Es stimmt dies also vollkommen mit Wakkers Erfahrungen überein.

Bisweilen aber werden sie an der Stielwunde nicht gebildet, ohne daß ich Ursache hätte, dieses Fehlen einer schwächeren Ernährung zuzuschreiben; dann können sie aber an einer etwas höher gelegenen Stelle auftreten, und dann ist auch hier wieder die Übergangsstelle zwischen Blattstiel und Blattscheibe bevorzugt (Fig. 25*a*).

Nur selten und nur unter ganz besonderen Umständen sieht man sie auch an anderen Stellen zum Vorschein kommen, aber dann auch immer nur nach starker Verletzung, als nach Abschneiden verbunden mit doppelten hakenförmigen Wunden, oder nach langandauernder inverser Stellung. Im ersteren Falle erscheinen sie nebenbei auch an, man möchte sagen, willkürlichen Stellen, zumal im ersten und zweiten Abschnitt jener Blätter. Im letzteren Falle treten sie, wie oben (p. 407—415) beschrieben, meistens an oder in der Nähe der Blattspitze auf (Fig. 14, 16, 17).

Fast immer entspringen sie aus der Blattfläche und nur ausnahmsweise gehen sie aus dem Rande, und dann nur an der Blattspitze, hervor (Fig. 17).

Hauptregel ist also, daß die Rhizoiden aus dem Blatte oberhalb der Wunden hervorgehen. Ein ähnliches Verhalten wurde auch für die Rhizome angegeben, doch besteht in dieser Hinsicht ein geringer Unterschied zwischen beiden, denn fast immer treten die Würzelchen deutlich näher an die Wunde heran wie die Rhizome (vgl. Fig. 23*b*, 32).

Sind die beiden Blattflächen ungleich stark beleuchtet, so sieht man die Rhizoiden fast immer die Seite bevorzugen, welche am wenigsten Licht empfängt; da Blätter und Rhizome hingegen die hellere Seite bevorzugen, trifft man die Rhizoide oft an der entgegengesetzten Seite wie die Rhizome an. Dennoch entwickeln und wachsen die Rhizoide auch bei starker Beleuchtung sehr gut, zB. an einem Rhizom, welches frei im Wasser wächst (Fig. 7*a*, 20, 32), oder bei invers gestellten Blättern (Fig. 14, 18). Daß die beiden kräftigen Rhizoide am Blattstiel von Fig. 14 nach einer Richtung

zeigen, rührt von der stärkeren Beleuchtung der gegenüberliegenden Seite her.

Wenn man viele abgeschnittene Blätter kultiviert, an welchen sich Rhizome und Rhizoiden bilden, so ist es auffallend, daß oft ein gewisses Verhältnis zwischen dem Ort des Vorkommens dieser beiden Gebilde besteht; man trifft sie nicht nur sehr oft nahe beisammen an, nicht selten befindet sich das Rhizoid sogar genau hinter der Ansatzstelle des Rhizoms (vgl. zB. Fig. 4*b*, 7*b*).

Wenn beide, wie oft das der Fall ist, in der Nähe einer Verwundung auftreten, so scheint dieses erklärbar, obwohl es doch sonst, wie gesagt, Regel ist, daß die Rhizoiden sich mehr der Wunde nähern als die Rhizome. Auffallender ist es dagegen, wenn beide mitten auf einem Blatte entstehen, wie es bei den verkehrt aufgehängten Blättern einige Male stattfand (vgl. p. 410), oder wenn, wie in Fig. 25*a*, zwei Rhizome seitlich an einem Blattstiel entstehen, und auch seitlich genau gegenüber zwei Rhizoiden auftreten. Weiter unten werden wir Gelegenheit finden, auf die Verbindung zwischen beiden Organen zurückzukommen.

B. Veränderungen im Protoplasma bei Neubildungen.

Wenn wir jetzt die Art des Entstehens jener Organe etwas näher ins Auge fassen, so sei zuvor daran erinnert, daß Noll[1]) gezeigt hat, daß bei allen Neubildungen von *Caulerpa* die alte Wand gesprengt wird, und die neuen Wandschichten der jungen Organe dann aus den alten hervorbrechen.

Wenn auf dem Blatte einer unverwundeten Pflanze oder auf einem Rhizome ein neues Blättchen sich zu bilden anfängt, in normaler Weise, so zeigt sich der erste Anfang als ein winziges Fleckchen, welches sich durch seine weiße Farbe von dem dunkelgrünen Untergrund sehr deutlich abhebt[2]). Auf dem Blatte, wo jene Veränderungen am besten zu verfolgen sind, sieht man um das Pünktchen herum einen kleinen, etwas dunkleren, grünen Flecken, zu welchem anfangs keine, bald nachher einige, meistens zwei oder drei sehr feine Ströme hingehen. Das Pünktchen wächst zunächst zu einem zylindrischen Organe heran, welches den Blattstiel bildet;

1) Experimentelle Untersuchungen über das Wachstum der Zellmembran. Abhandl. der Senckenberg. Naturf. Ges., 1887, Bd. XV, p. 121.

2) Vgl. meine frühere Abhandlung p. 197.

je größer das junge Blatt wird, um so schärfer und zahlreicher treten die Streifen hervor, welche sich auch nach unten hin immer weiter ausbilden und sich dann den schon vorhandenen Strömen anschließen.

In der ersten Zeit ist der ganze zylindrische Fortsatz weiß; beim Weiterwachsen verbreitert er sich an der Spitze und nimmt so die Blattform an; solange das Wachstum dauert, behält die Spitze die blasse Farbe, während das Blatt von unten herauf die definitive, dunkelgrüne Farbe annimmt.

Bisweilen findet man auch schon ziemlich große Blättchen, welche noch ganz elfenbeinweiß sind, wie zB. die junge Prolifikation der Fig. 19, welche schon 12 mm lang war.

Wenn Rhizome oder Rhizoiden sich an nicht ganz kräftigen Blättern [1]) bilden, so zeigen auch sie sich anfangs nur als winzige, weiße Pünktchen, welche allmählich größer werden; die Rhizoiden bleiben beim Weiterwachsen stets ungefärbt, wegen Mangel an Chlorophyll, während die Rhizome, wie die Blätter, von unten herauf grün werden und nur an der wachsenden Spitze weißlich bleiben.

Kräftige, gut genährte Blätter, welche abgeschnitten oder schwer verwundet werden, zeigen aber ein abweichendes Verhalten. Die Anlage der neuen Organe wird dann nämlich eingeleitet durch das Auftreten von einem mehr oder wenig großen weißen Flecken an dem basalen Ende des Blattabschnittes (Fig. 23*c*); auf diesem Flecken erscheinen dann nachher die Rhizoiden, und zwar ganz in der Nähe der Wunde, während die Rhizome etwas höher hinauf zum Vorschein kommen, meistens da, wo der Flecken in den grünen Teil des Blattes übergeht.

Die Untersuchung darüber, wie jene Flecken zustande kommen, lehrte, daß schon innerhalb 24 Stunden nach der Verwundung sich auf dem Blatte eine Anzahl hellgrüne bis weiße Linien zeigen, welche, von der Wunde ausgehend, sich öfters über große Strecken hinauf verfolgen lassen, bisweilen bisnahe an den Blattrand oder die Blattspitze. In allen unseren Zeichnungen sind jene weißen Linien rot angegeben; ihr Verlauf im verletzten Blatte wird zB. durch die Fig. 22, 23*a*, 29*c* wiedergegeben. Die Streifen werden anfangs jeden Tag deutlicher, während die grünen Plasmaströme unscheinbarer werden und bisweilen fast ganz verschwinden (zB. im oberen Blattabschnitt der Fig. 23*a*; vgl. auch Fig. 29*c* mit 29*b*).

---

1) Diese entstehen nur auf verwundeten Blättern, wie wir sahen.

Die weißen Linien sind auch Protoplasmaströme, die sich in nichts von den grünen unterscheiden, ausgenommen in der Art des sie bildenden Protoplasmas, welches hier sehr trübe und feinkörnig ist und als gröbere Einschlüsse nur Stärkekörner zeigt.

Auch dieses Plasma ist in stetiger Bewegung, in den dickeren Strömen öfters nach beiden Richtungen zu gleicher Zeit. Da sie außerdem auch vor Wunden ausweichen, gerade wie die grünen Ströme (wie zB. in Fig. 22, obere Blatthälfte, zu sehen ist), so kann man schon daraus ableiten, daß auch sie von der basipetalen Impulsion reguliert werden.

Der weiße Flecken am Wundrande entsteht also dadurch, daß das weiße Plasma dahin strömt und das grüne hinaufschiebt. Hieraus läßt sich schließen: erstens, daß, obwohl in jenen Strängen das Plasma sich in beiden entgegengesetzten Richtungen bewegt, doch der hinuntergehende Strom stärker ist als der heraufgehende: ihre Resultante kann also als ein heruntergehender Strom aufgefaßt werden; zweitens, daß das weiße Plasma von dem Einfluß der basipetalen Impulsion etwas stärker affiziert wird wie das grüne und also mit größerer Energie der Basis zugetrieben wird, denn nur dadurch ist es imstande, das grüne Plasma nach einer höher gelegenen Stelle zu treiben.

Nach einer starken Verwundung tritt also an jeder Stelle im Blatte ein weißliches Protoplasma auf, welches zuerst in ganz feinen, später in durch Zusammenfließen allmählich stärker werdenden Strömen hinunterfließt und sich zum größten Teile oberhalb der Verwundung ansammelt (vgl. die Fig. 21, 22, 23*a*, *c*, 29). Später entstehen dort meistens Rhizome und Rhizoiden; ist dieses geschehen, oder treten keine Adventivbildungen auf (bei schwächeren Blättern), so verschwinden die Flecken und die weißen Ströme wieder, während zu gleicher Zeit die grünen Ströme deutlicher werden; vgl. zB. Fig. 23*b* mit Fig. 23*a*. Das Vermischen des trüben Plasma mit dem gewöhnlichen, chlorophyllführenden, und die Spaltung dieser beiden, wie es hier aus makroskopischen Beobachtungen abgeleitet wurde, ist also vollkommen ähnlich dem, was Noll[1]) mikroskopisch bei *Bryopsis* beobachtet hat. Auf die zumal für theoretische Betrachtungen wichtige Frage, ob auch in den äußersten Spitzen der einzelligen Organismen das Plasma in stetiger Bewegung ist, hat Reinke[2])

---

1) Embryonale Substanz, p. 328 ff.

2) Über *Caulerpa*, p. 95.

hingewiesen; bei *Bryopsis* und *Caulerpa* kann daran wohl nicht mehr gezweifelt werden.

Als was hat man aber das weiße Plasma zu betrachten? Es ist schon längst bekannt und wurde auch hier hervorgehoben (p. 432), daß die wachsenden Spitzen der Blätter und auch der Rhizome eine fast elfenbeinweiße Farbe zeigen; diese rührt nicht nur daher, daß in diesem Plasma die Chlorophyllkörner fehlen, sondern hauptsächlich daher, daß es viel feinkörniger, trüber ist wie das übrige. Da nun jenes trübe Plasma eine große Ähnlichkeit hat mit dem Plasma der Meristemzellen höherer Pflanzen, und auch bei *Caulerpa* die Bildung der neuen Organe stets von solchem Plasma ausgeht, muß es auch als Meristemplasma aufgefaßt werden. In meiner vorigen Abhandlung (p. 200—204) habe ich es bei der Besprechung der physiologischen Arbeitsteilung im Protoplasma von *Caulerpa* erwähnt[1]).

Man gelangt also zu der Vorstellung, daß die Spitzen von Blättern, Rhizomen und Rhizoiden Meristemplasma enthalten; wenn ein Blatt zu wachsen aufhört, verschwindet das Meristemplasma aus der Spitze, indem es sich mit dem übrigen Plasma vermischt. Falls neue Organe angelegt werden müssen, findet eine Entmischung statt. Dieses geschieht auf Veranlassung des Verwundungsreizes[2]), oder bei normaler Proliferierung durch eine nicht weiter bekannte Ursache.

Aber nicht jede Wunde veranlaßt Organbildung; Längswunden (auch große) und kleine Querwunden haben jenen Erfolg nicht. Dieses macht es wahrscheinlich, daß die Entmischung im Plasma als Folge eines speziellen Reizes aufzufassen ist; die Auslösung des Reizvorganges hängt offenbar ab erstens also von der Intensität des Reizes (wobei der Grad der Kommunikationshemmung zwischen Spitze und Basis maßgebend sein mag, so daß nur genügend große und mehr oder weniger querverlaufende Wunden jenen Erfolg haben), zweitens von dem Zustand der Pflanze. Ich fand die weißen Ströme

1) „Meristemplasma" ist also wohl das nämliche, was Noll „embryonale Substanz" nennt (vgl. „Beobachtungen und Betrachtungen über embryonale Substanz", Biol. Centralbl. 1903, Bd. XXIII, p. 281 ff).

2) Reinke (Über *Caulerpa*, Ein Beitrag zur Biologie der Meeresorganismen, Wissensch. Meeresuntersuchungen, Kiel, Neue Folge Bd. 5, Heft 1, 1899) sagt auch (p. 84): Die Zerstückelung wirkt auf das im Zellenleibe von *Caulerpa* waltende Dominantensystem wie ein Reiz; er veranlaßt dasselbe, aus dem alten somatischen Plasma neue Vegetationspunkte zu bilden.

ja nur an kräftigen, sehr gut genährten Pflanzen, welche in sehr hell beleuchteten Bassins kultiviert wurden.

Dieses erklärt mir auch, wie es kommt, daß ich bei früheren ähnlichen Versuchen mit stark verwundeten Pflanzen, welche doch auch in der günstigsten Zeit, in den Sommermonaten, angestellt wurden, jene Erscheinungen niemals beobachtete. Die Kulturen für jene Untersuchungen (1889) standen nämlich in einem viel schwächer erleuchteten Zimmer, wo die Pflanzen sich nie so kräftig entwickelten wie bei den jetzigen Kulturen (1904) in einem Westzimmer.

Nach einem genügend intensiven Verwundungsreiz trennt sich also bei einer kräftigen Pflanze an jeder Stelle des Blattes aus dem gewöhnlichen Protoplasma eine geringe Menge Meristemplasma ab, welches, durch die basipetale Impulsion getrieben, sich oberhalb der Wunde in relativ großer Menge ansammelt, das chlorophyllhaltende Plasma nach höher hinauf vertreibend; erst nachher fängt, an jener so gebildeten, weißen Stelle, die Bildung neuer Rhizoiden und Rhizome an.

Bei schwachem Reiz oder bei einer weniger kräftigen Pflanze scheint die Abtrennung eine viel weniger intensive, und dadurch nicht oder kaum sichtbare zu sein, was beweist, daß die Intensität dieser Entmischung u. a. mit der Intensität jener beiden Faktoren in engstem Zusammenhang steht.

In der nicht verwundeten Pflanze geht, bei der Blattbildung, jenes Abtrennen von Meristemplasma also nur dann vor sich, wenn ein neues Blatt sich auf einem Rhizome oder auf einem Blatte bildet; dann ist die Quantität dieses Plasmas anfangs eine sehr geringe, und nimmt erst allmählich, und zwar während des Wachstums des Blattes, zu. Es bildet dieses also einen deutlichen Gegensatz zu dem, was man bei der Neubildung von Rhizomen und Rhizoiden stets bemerkt.

Aus dem Ausweichen der weißen Ströme vor Wunden (vgl. Fig. 22), und aus dem Auftreten des weißen Fleckens oberhalb der Wunde haben wir geschlossen, daß die basipetale Impulsion auch auf das weißliche Plasma Einfluß hat; andere Beobachtungen führen zur gleichen Schlußfolgerung. Zuerst kann dann auf die Fig. 21, 23 *a, b, c* hingewiesen werden; in jenen abgeschnittenen und nachher verwundeten Blättern ist das Stromsystem nur in dem basalen Teil jeder der beiden Hälften zu sehen, was beweist, daß das weiße Plasma stets zur basalen Wunde hingetrieben wird.

Am deutlichsten erhellt der kräftige Einfluß der basipetalen Impulsion wohl noch aus dem Folgenden: Als ich bemerkt hatte, daß das weiße Plasma sich regelmäßig zur basalen Wunde begab, stellte ich mir die Frage, ob es dabei dann sein Ziel erreicht hätte, oder ob es bei schief stehenden Wunden eine noch tiefere Stelle einnehmen würde. Versuche mit Blättern, wie sie in Fig. 21, 22 und 23 gezeichnet sind, mußten also Antwort auf diese Frage geben.

Diese Antwort entsprach meinen Erwartungen vollkommen, denn es stellte sich heraus, daß in der Tat die Ströme weißlichen Plasmas, als sie die Wunde erreichten, zwar zum Teile und mehr oder weniger weit seitwärts zurückgeworfen wurden, daß sie jedoch immer wieder auf eine niedriger liegende Stelle der Wunde zurückkehrten und wieder reflektiert wurden, bis sie schließlich doch das äußerste spitze Feld, zwischen Wunde und Blattrand, erreichten. Wenn auch noch kräftige grüne Ströme vorhanden waren, verhielten sich diese den weißen ganz ähnlich, wie zB. in Fig. 22, obwohl jener grüne Strom nicht bis zum spitzen Felde vordrang.

War die Wunde ʌ-förmig, so teilte das Plasma sich an der Wundecke in zwei Teile, welche jeder für sich dann herunterliefen (Fig. 23*a*, *c*).

Durch dieses Spiel von Reflektiertwerden und Wiederzurückkehren zur Wunde geht das Meristemplasma schließlich wellenförmig der schiefen Wunde entlang hinunter; jene Wellen sind bisweilen relativ hoch, wie zB. in Fig. 23*a*, doch oft sind sie ganz niedrig, bis 0,5 mm, wie man solche zB. in Fig. 21*a*, *b* und 22 sieht, wo die dicke, rote Linie aus zwei solchen Wellenströmen besteht, welche sich wiederholt kreuzen[1]).

Diese Resultate beweisen also in überzeugender Weise, daß das Meristemplasma von einer kräftigen Impulsion bis zu der am meisten basalwärts liegenden Stelle des betreffenden Blattabschnittes getrieben wird. Bisweilen sieht man, bei einer ʌ-förmigen Wunde, daß der weiße Flecken sich an der Spitze der Wunde bildet, und das weißliche Plasma also nicht zur niedrigsten Stelle hinuntergeht; das Blatt von Fig. 10 zeigt diesen Fall. Dieses scheint aber nur vorzukommen, wenn der obere Blattabschnitt nicht groß, und die Meristemplasmaströme nicht sehr kräftig sind, wie es bei jenem Blatte der Fall war. Dennoch ging dieses Plasma ein wenig an

1) Zumal in diesen Figuren sind alle Ströme mit der größten Genauigkeit, nach Anzahl, Verlauf und Dickenverhältnis, gezeichnet worden.

der Wunde entlang hinunter, doch geschah dieses so langsam, daß es inzwischen zur Bildung von Rhizoiden an der Wundspitze in Gebrauch gezogen wurde. Das Blatt der Fig. 23*a*, wo die Wunde viel steiler abfällt, gehörte zum selben Versuch wie das der Fig. 10.

Ist aber in dem Winkel zwischen Blattrand und Wunde der Raum zu schmal, die Spitze zwischen Wunde und Blattrand zu scharf, so zieht sich das Plasma nachher wieder ein wenig zurück, wie aus dem Vergleich zwischen den Fig. 21*a* und 21*b* hervorgeht; letztere wurde vier Tage später als 21*a* gezeichnet.

Der in der Fig. 21*b* grau gezeichnete Teil hatte sich ganz entleert, war durchsichtig geworden, und das lebende Plasma hatte sich durch einen schmalen, gelben Streifen von dem entleerten Teile abgeschlossen.

Als letzten Beweis, daß die weißlichen Ströme der basipetalen Impulsion gehorchen, möchte ich hier die Beobachtung an dem Blatte von Fig. 13*b* mitteilen, über welches schon früher (p. 400, 402, 405) gesprochen wurde. Auf p. 405 wurde hervorgehoben, und aus dem Vergleich der Fig. 13*a* und 13*b* geht es hervor, daß nach dem Anbringen der kleinen Querwunde die Stockung der grünen Ströme im ersten Abschnitte oberhalb jener, also wie gewöhnlich stattfand, im zweiten (mittleren) Abschnitt hingegen unter ihr auftrat. Die Fig. 13*b* zeigt aber, daß auch weiße Ströme nach dieser neuen Verwundung auftraten; sie wurden zuvor absichtlich nicht erwähnt. Sie zeigten sich erstens oberhalb der oberen Querwunde, wo sie der Blattachse parallel heruntergehen und auch dieser parallel reflektiert werden.

Zweitens aber sieht man im ersten Abschnitt einige feine Strömchen an der Längswunde entlang heruntergehen, bis sie auf die kleine Querwunde stoßen; diese veranlaßt eine Ansammlung von Meristemplasma oben, und diese Stockung beweist wieder, daß dieses Plasma der basipetalen Impulsion gehorcht.

Drittens trifft man die Strömchen auch im zweiten Abschnitt an, und zwar auch oberhalb der kleinen Querwunde, wohin sie auch von obenher zusammenströmen, während sie unter der Wunde gänzlich fehlen. Hier verhalten sie sich also den grünen Strömen, die von den schwarzen Linien dargestellt werden, entgegengesetzt, da diese gerade eine erhebliche Stockung unterhalb der nämlichen Wunde erfuhren.

Obwohl also die Polarität des mittleren Abschnittes fast ganz „umgekehrt" war (wenigstens scheinbar, vgl. p. 405) unter dem

Einfluß der an der unteren Querwunde reflektierten, hinaufgehenden Ströme, so zeigte das Blatt, daß dennoch wenigstens der linke Teil dieses Abschnittes seine normale Polarität beibehalten hatte, da die Reaktion des weißen Plasmas in vollkommen ähnlicher Weise stattfand wie im ersten Abschnitt daneben. Wäre im mittleren Teile die Polarität wirklich „umgekehrt" gewesen, so hätten die weißen Ströme doch unterhalb der kleinen Querwunde auftreten und unterhalb derselben aufgehalten worden sein müssen.

Aus allen diesen Beobachtungen geht also in überzeugender Weise hervor, daß auch die Ströme aus Meristemplasma der basipetalen Impulsion gehorchen, und daß sie es ist, welche die Ansammlung dieses Plasmas an dem basalen Wundrande, und so den weißen Flecken hervorruft.

Trotz dieses kräftigen Einflusses der basipetalen Impulsion auf das Meristemplasma kann dieses doch auch zur Bildung von akropetal sich entwickelnden Strömen gebracht werden, und zwar auch durch Reflexion bei Wunden und durch die Schwerkraft. Von ersterem Falle geben die Fig. 13*b*, 22, 23*a*, *b*, *c* und 29*c* Beispiele; vom Einfluß der Schwerkraft zeugen die weißen Ströme, welche man in den Fig. 15 und 17*b* zu den jungen Wurzeln hinziehen sieht.

Auf jenen Flecken entstehen nachher die jungen Rhizoiden und Rhizome, deren Meristemplasma also aus dem so zusammengeströmten weißen Plasma hervorgeht. Hieraus läßt sich schließen, daß das Meristemplasma der Wurzel nur wenig von dem des Rhizoms verschieden sein wird.

Dennoch sind sie aber wohl nicht ganz identisch; ich schließe dieses aus folgenden Beobachtungen: Die Rhizoide stehen immer näher am Wundrande als die Rhizome, also mehr basalwärts, wie zB. die Fig. 21*a*, 22 und 23*b* es deutlich zeigen, sowie auch Fig. 32 an allen den drei Wunden. Die Rhizoide entspringen stets dem unteren (basalen) Teile des weißen Fleckens, während die Rhizome oft die Stelle wählen, wo dieser Flecken schon grünlich wird, also auf dessen äußerem (apikalen) Rande entstehen; Fig. 22 und 23*b*, wo die punktierten Linien jene Grenze angeben, zeigen dieses sehr deutlich.

Es könnte dieses vielleicht auch wenigstens eine der Ursachen bilden, warum bei einem abgeschnittenen, gestielten Blatte die Rhizoiden am Wundrande, das Rhizom aber erst beim Übergang in die Lamina auftritt (wie es zB. aus Fig. 32 hervorgeht). Denn

das weiße Plasma wird den Stiel bis auf eine viel größere Höhe füllen, also einen viel längeren Flecken bilden, wie oberhalb einer breite Blattwunde, sodaß die Grenze des Fleckens beim gestielten Blatte viel weiter von der Stielwunde entfernt liegt.

Es scheint also, daß das Meristemplasma des Rhizoids noch mehr der basipetalen Impulsion unterworfen ist, wie das des Rhizoms. Die Vergleichung der Fig. 7*a* mit 7*c* deutet auch darauf hin: bei beiden hat sich das Rhizom am freien Ende der Wunde entwickelt, bei Fig. 7*c* fällt die Wunde etwas nach dem Blattrande hin ab, und somit entsteht da das Rhizoid in dem spitzen Winkel, während in Fig. 7*a* das Würzelchen hinter dem Rhizom auftritt (vgl. Fig. 7*b*). In beiden Fällen gehorcht das Rhizoid also vollständig der basalen Impulsion, das Rhizom aber nicht ganz.

Auch die normale Rhizoidbildung am Rhizom führt zum Schluß, daß beide Arten Plasma nur wenig verschieden sind. Die Rhizoide entstehen nämlich immer nur in nächster Nähe der etwas hinaufgebogenen Rhizomspitze; Fig. 26, welche eine solche Spitze mit der jüngsten Anlage eines Rhizoids darstellt, zeigt dieses Verhalten (das jüngste Blatt entsteht aber erst ein bis mehrere Centimeter hinter der Rhizomspitze; vgl. zB. Fig. 20).

Wenn durch Umstände die Rhizomspitze bei der Bildung eines Rhizoids nicht weiter wächst, so hilft alles Meristemplasma des Rhizoms das Rhizoid verstärken, und so nimmt dieses eine ungewöhnliche Form und Dicke an; Fig. 25*b* zeigt einen solchen Fall. Ob die ganz ungewöhnliche Richtung dieses Rhizoids, etwa intermediär zwischen der wagerechten des Rhizoms und der vertikalen des Rhizoids, von der Mischung der beiden Meristemplasmen, mit verschiedener Reizbarkeit dem Licht und der Schwerkraft gegenüber, herrührt, wage ich nicht zu entscheiden.

Daß nicht selten ein Rhizom und ein Rhizoid an genau entgegengesetzten Stellen eines Blattes auftreten (vgl. p. 430 und Fig. 4*b*, 7*b*, 25*a*), spricht auch für die große innere Ähnlichkeit, welche zwischen dem Meristemplasma beider besteht.

Dennoch aber sind sie entweder von vornherein verschieden oder werden verschieden; mir ist es aber am wahrscheinlichsten, daß jenes Meristemplasma sich erst im letzten Momente spaltet in ein rhizom- und ein rhizoidbildendes Plasma. Diese nehmen dann bei der Wunde verschiedene Stellen ein, welche bestimmt werden von der Wirkung der basipetalen Impulsion, sowie von dem Einfluß bestimmter äußerer Agentien. Als solche betrachte ich zunächst

das Licht, da verschiedene meiner Versuche und auch schon die von Noll[1]) gezeigt haben, daß die Rhizoiden meistens an den weniger beleuchteten Stellen des Blattes, die Rhizome dagegen auf der helleren Seite entstehen.

Auch die Schwerkraft könnte von Einfluß sein, denn so erklärt es sich wohl am einfachsten, daß am horizontal in vollem Lichte wachsenden Rhizom die Rhizoiden stets, auch an einem umgekehrt gepflanzten Blatte, nach unten gekehrt sind (vgl. Fig. 20). Zwar ist auch hier die Rhizomunterseite selbstverständlich etwas weniger beleuchtet, und so wäre dieses Resultat nicht unzweideutig, doch macht die stets emporgehobene Spitze des Rhizoms diesen Beleuchtungsunterschied, gerade an der maßgebenden Stelle, viel geringer, zumal wenn sich das Rhizom in der Richtung der Lichtquelle verlängert.

Ein solches Verhalten der Rhizoide schließt auch den Gedanken an die Notwendigkeit eines Kontaktreizes für ihr Entstehen aus. Noll[2]) schien einen solchen Reiz für die Wurzelbildung nicht ohne Bedeutung zu halten.

Da also die Rhizome sowie die Rhizoiden nur, oder doch bei kräftigen Pflanzen fast immer nur dort entstehen, wo Meristemplasma zusammengeströmt ist, und dieses Zusammenströmen unter dem Einfluß der basipetalen Impulsion steht, so erhellt daraus, daß die Eigenschaften des Meristemplasmas nicht nur überhaupt die Bildung der neuen Organe beherrschen, sondern außerdem die Stelle des Entstehens von Rhizomen und Rhizoiden bestimmen[3]).

Wie verhalten sich nun aber die Blätter in dieser Hinsicht? Es wurde schon hervorgehoben, daß diese erst in größerer Entfernung hinter der wachsenden Rhizomspitze angelegt werden (p. 421). Prolifikationen können über das ganze Blatt auftreten: bei der unverwundeten Pflanze ist am wachsenden Blatte die Nähe der Spitze bevorzugt, am ausgewachsenen dagegen mehr der mittlere und auch der untere Teil (p. 422 ff.). Am stark verwundeten oder am abgeschnittenen Blatte treten sie aber nie dicht unter der Spitze auf, aber ebensowenig steht die Stelle ihres Auftretens in einem Zusammenhang mit der Lage der basalen Wunde. Ein Einfluß der basipetalen Impulsion ist dabei also nicht zu konstatieren.

1) Über den Einfluß der Lage auf die morphologische Ausbildung einiger Siphoneen. Arb. d. bot. Inst. Würzburg, 1888, Bd. III, p. 473.

2) Ebenda., p. 473.

3) Vgl. hierzu zB. auch die Fig. 8, Taf. IX.

Ebensowenig ist hierbei jedoch eine akropetale Impulsion maßgebend, denn von einer solchen habe ich weder in diesen Fällen noch überhaupt bei *Caulerpa* auch nur eine Andeutung nachzuweisen vermocht.

Die Blätter verhalten sich also ganz den Rhizomen und Rhizoiden entgegengesetzt hinsichtlich des Ortes ihres Entstehens und des dabei entscheidenden Einflusses. Noch schärfer wird dieser Gegensatz aber, wenn man das Verhalten des Meristemplasmas bei der Anlage der Blätter in Betracht zieht. Es wurde schon oben mitgeteilt (p. 431), daß die Entwicklung des jungen Blattes bereits anfängt, wenn nur eine ganz geringe Quantität Meristemplasma sich angesammelt hat; erst während der weiteren Ausbildung nimmt sie allmählich zu. Bei der Blattbildung entsteht also wahrscheinlich an einer bestimmten, nicht genau anzugebenden Stelle ein Attraktionspunkt, welcher das Abschneiden von Meristemplasma aus dem gewöhnlichen Protoplasma ringsherum veranlaßt und es zu sich hinzieht. Dabei strömt es wahrscheinlich von allen Seiten zusammen, anstatt nur von oben her wie bei Rhizoiden und Rhizomen; wenigstens lassen sich beim jungen Blatte keine weißlichen Ströme beobachten.

Nur ein einzelnes Mal habe ich solche gesehen; auf diesen Fall bezieht sich das Blatt von Fig. 19, eines von jenen auf p. 425 besprochenen, welche zur Veranlassung eines abnormalen Wachstums junger Prolifikationen gebraucht wurden. Es waren dazu mehrere große Blätter mit vielen Prolifikationen, alte und junge, dicht am Rhizom abgeschnitten, in den flachen Bassins liegend, weiter kultiviert worden; während dem entwickelten sich dann die jüngeren Prolifikationen in abnormaler Weise, wie es oben beschrieben wurde.

Inzwischen waren auf den älteren Blättern weiße Ströme von Meristemplasma sichtbar geworden und zwar so deutlich, daß sie der betreffenden Stelle des Blattes eine auffallend weißliche Farbe verliehen. Sie zogen als ziemlich breite Bündel, aus mehreren ungefähr parallelen Strömen bestehend, der Mitte der Blätter entlang, während sie die schmäleren Bündel in sich aufnahmen, welche aus jedem Prolifikationsstiel heraustraten und hinuntergingen.

Auf einem der ältesten Blätter hatte auch eine neue Prolifikation sich zu bilden angefangen; sie war schon etwa 12 mm lang aber noch ganz elfenbeinweiß. In der Fig. 19 ist der Farbenkontrast angegeben durch die Schattierung des grünen Blattes und das Fortlassen dieser Schattierung bei den jungen Prolifikationen; die roten

Linien geben wieder die genaue Lage und relative Stärke der weißen Ströme an. Aus dieser Figur ersieht man auch, daß das junge Blättchen, obwohl es schon ziemlich groß ist, noch nur Meristemplasma enthält, welches durch ein starkes Bündel, aus lauter weißen Strömen bestehend, mit dem großen Bündel in Verbindung tritt.

Nur dann also, wenn sich auf einem abgeschnittenen Blatte eine Prolifikation bildete, traten weiße Ströme auf, doch auch diese richteten sich im Tragblatte basalwärts, so wie es die grünen Ströme machen. Das Meristemplasma, welches die Blätter bildet, steht also auch unter dem Einflusse der basipetalen Impulsion.

Wir besprachen oben die Frage nach der Identität des Meristemplasmas von Rhizom und Rhizoid und schlossen aus den Erfahrungen, daß beide zwar einigermaßen verschieden sind, daß jedoch der Unterschied sich erst im letzten Momente herausstellt.

Wie verhält sich nun das Meristemplasma des Blattes jenen beiden andern gegenüber?

Da meistens die jungen Blätter und Prolifikationen in großer Entfernung von den Stellen entstehen, wo das Meristemplasma von Rhizom und Rhizoid sich befindet, so könnte man vermuten, daß die Blätter ihr Entstehen auf ein zwar äußerlich ähnliches, aber doch an innerlichen Eigenschaften verschiedenes Plasma zurückführten. Der Umstand aber, daß das Blättermeristemplasma sich direkt mit dem übrigen Meristemplasma vermischt (wie im Blatt von Fig. 19), und beide wegen des fortwährenden Hin- und Herströmens in stetigem Stoffverkehr sind, kann kaum zu einem andern Schlusse führen, als daß auch das Meristemplasma des Blattes dem der beiden übrigen Organe fast gleich ist. Da die jungen Prolifikationen öfters, nicht aber immer, an der am stärksten beleuchteten Seite auftreten, mag auch das Licht einen Einfluß auf den Ort der Ansammlung des Blattmeristemplasmas ausüben, welcher dann ein ähnlicher wäre wie beim Rhizommeristemplasma und entgegengesetzt dem des Rhizoidmeristemplasmas.

III. Theoretisches.

Da wir nun die Erscheinungen kennen gelernt haben, welche bei *Caulerpa* zur Annahme einer basipetalen Impulsion führten, wollen wir sehen, wie man sich vorstellen könnte, daß eine solche Wirkung zustande kommt.

Daß man dabei vom Protoplasten auszugehen hat, ist selbstverständlich. Im Protoplasten herrscht bei *Caulerpa* aber eine weitgehende Arbeitsteilung[1]), auch in bezug auf die Bewegung; die wandständige Plasmaschicht, in welcher der größte Teil der Chlorophyllkörner eingebettet ist, zeigt keine Bewegung; eine sehr intensive Strömung findet jedoch in den zentralen, zwischen den Balken ausgespannten Strängen statt (vgl. zB. Fig. 12, Taf. VII der genannten Abhandlung).

Da jene Ströme u. a. wohl den wichtigen Zweck haben, die von den ruhenden Chlorophyllkörnern bereiteten Substanzen durch den Plasmakörper zu verteilen, wie ich früher durch verschiedene Versuche beweisen konnte, so müssen wohl Plasmaströmchen vorkommen, die, wenn auch äußerst schwach, dafür sehr zahlreich sind, in der Wandschicht verlaufen und zur Ansatzstelle eines der benachbarten, basalwärts liegenden Balken gehen, um dann, durch die diese bekleidende Plasmaschicht, die zentralen Ströme zu erreichen.

Da nun außerdem die hyaline Hautschicht des Plasmas wohl mit Recht als der einzige Teil betrachtet wird, welcher sich stets in Ruhe befindet und daher zB. zum Empfang verschiedener Reize am besten, oder auch wohl allein, geeignet ist, so kann man kaum anderes annehmen, als daß die Impulsion, welche doch an jeder Stelle des Blattes in einer bestimmten Richtung wirken muß, von diesem fixen Teil des Plasmas ausgeht und veranlaßt wird. Da anderseits die zentralen Ströme es sind, welche die Effekte der Impulsion in so deutlicher Weise zeigen, so muß die Impulsion von der Außenschicht auf jene Ströme übertragen werden. Aus diesen Gründen ist es wohl am wahrscheinlichsten, daß dieses Übertragen durch sich bewegende Protoplasmaportionen stattfindet, so daß diese Bewegung, im Ganzen oder teilweise, als Effekt der Impulsion betrachtet werden muß.

Von diesen Annahmen ausgehend gelangt man also zur Vorstellung, daß die basipetale Impulsion eine Bewegungsursache ist, welche in der Hautschicht ihren Sitz hat. Jeder Punkt dieser Schicht würde dann ganz geringe Plasmaportionen der Körnerschicht zur Ansatzstelle des nächsten, in basaler Richtung liegenden Balkens hinschieben.

An dem Balken entlang schreiten sie dann weiter bis zur Stelle,

1) Vgl. meine frühere Abhandlung p. 200—204.

wo der nächste zentrale Strom angeheftet ist, mit welchem sie sich dann vereinigen; diesem führen sie also Plasmasubstanz und außerdem die ihr innewohnende Energie zu. An der Blattspitze und an den Rändern fangen so die Plasmaströme als feinste Stränge an, welche an fast jedem Punkt durch Zufuhr von Stoff und Energie stärker werden und zu den relativ mächtigen Strömen anschwellen, denen die Neigung innewohnt, in der vorgeschriebenen Richtung (vgl. p. 404) das Plasma zur Blattbasis zu führen.

So gehen die Ströme zur Blattbasis, dringen alle in den Blattstiel ein und gehen von da in Rhizom und Rhizoid über, um, nachdem sie diese durchwandert haben, den nämlichen Bahnen entlang wieder zu den Blattspitzen zurückzuströmen.

Daß diese Vorstellung mit den Beobachtungen an der verwundeten und der unverwundeten Pflanze in Einklang ist, geht aus folgenden Betrachtungen hervor:

1. Sie erklärt, warum im nicht proliferierenden Blatte die stärkeren Protoplasmaströme immer einen so konstanten Verlauf zeigen, wie ihn zB. die oberen Blätter der Fig. 2*a* und 10 angeben.

2. Sie erklärt, warum die starken Ströme, welche aus dem Prolifikationsstiel in das sie tragende Blatt hinüber gehen, als ein Bündel nahe beisammen bleiben, anstatt sich seitlich über das ganze Blatt ausbreiten; die aus der Prolifikation hervortretenden Plasmamengen helfen die basipetalen Ströme des Blattes mit Substanz und Energie verstärken, welche also um so mehr die Tendenz haben, den geraden Weg zur Blattbasis zu nehmen.

3. Wird ein solches stärkeres Bündel oder auch das normale Stromsystem durch eine Querwunde oder innere Hemmung (vgl. p. 395) unterbrochen (wie in den Fig. 1, 2*a*, 2*b*, 6*a* usw.), so häuft sich das Plasma oberhalb der Wunde zeitweise an, um dann seitlich einen Ausweg zu suchen. Sobald es aber das freie Ende der Verletzung erreicht hat, so fließt es wieder zur Basis hin. Dabei nimmt es aber nicht den kürzesten Weg, folgt aber immer den vorgeschriebenen Richtungen; sehr deutlich und überzeugend sind in dieser Hinsicht die Fig. 2*a* [1]) und 2*b*.

4. Wenn unterhalb einer Querwunde das Plasma sich zurückzieht, erklärt sich dieses in einfachster Weise durch die Erwägung, daß

---

1) Diese Figur ist eine Reproduktion des mittleren Blattes der Fig. 14*B* von Taf. VIII aus meiner früheren Abhandlung; sie stammt also aus dem Jahre 1889, und damals war mir jenes Verhalten der Ströme ein überaus rätselhaftes.

das dort hinuntergetriebene Plasma nicht ersetzt werden kann, weder von oben, wo die Hemmung es verhindert, noch auch von der Seite her, da alles neben der Wunde herunterfließt. Im extremen Fall kann dieses Abfließen zur völligen Entleerung führen, wie in der oberen Hälfte des mittleren Abschnittes der Fig. 9.

5. Selbst wenn der Stofftransport es verlangt, bildet sich kein direkter Querstrom, so lange basalwärts ein Weg offen bleibt, auch nicht, wenn die Kommunikation in dieser Richtung dadurch sehr viel länger und daher schwieriger wird.

In den Fällen unserer Fig. 27, 28 und 29 entstehen also basipetale Ströme trotz jedem anderweitigen Einfluß, welcher sie seitwärts führen könnte.

6. An einer schief stehenden Wunde sucht das Plasma stets die niedrigste Stelle auf; auch dieses ist eine direkte Folge von dem Herrschen der basipetalen Impulsion an jeder Stelle des Blattes (vgl. die Fig. 10, 11, 21, 22 und 23). Daß das Protoplasma nicht in ganz geraden Linien der Wunde folgt, sondern einen schwach wellenförmigen Verlauf nimmt, hängt mit dem Einfluß der Wunde auf die Stromrichtung zusammen (vgl. p. 436).

Sind also alle in der basipetalen Richtung sich geltend machenden Erscheinungen durch obige Annahme in einfachster Weise zu erklären, wie ist damit aber in Einklang zu bringen, daß sich unter bestimmten Umständen Ströme in akropetaler Richtung entwickeln?

Ich meine, daß man sich das ungezwungen folgenderweise vorstellen könnte:

Wenn das von der basipetalen Impulsion getriebene Plasma auf eine Querwunde stößt, so wird am oberen Wundrande zuerst eine Stauung stattfinden, deren Stärke abhängt von der Breite der Wunde und von der Lebensintensität des über ihr liegenden Blattabschnittes. Sind beide Faktoren unbeträchtlich, so weichen die Ströme einfach seitlich aus (vgl. Fig. 1, 2*a*, 2*b*), zumal wenn die Wunde beiderseits nicht bis zum Blattrande reicht.

Ist dagegen der obere Blattabschnitt kräftig und die Wunde breit, so biegen die Ströme auch zurück; sie werden, wie wir es nannten, von der Wunde reflektiert (vgl. zB. Fig. 9, 10, 11 usw.). Daß dabei die Wunde, oder besser gesagt, das nahe bei der verwundeten Stelle liegende Protoplasma, eine abstoßende Wirkung auf die Ströme ausübt, muß unbedingt angenommen werden, weil ohne einen solchen Einfluß die Abweichung der Ströme unerklärbar wäre, zumal da die allmähliche Abweichung schon in einer Entfernung

von $1\,^1/_2$—2 mm von der Wunde zum Ausdruck kommt (vgl. Fig. 9, Taf. IX)[1]).

Jene Wirkung wird um so stärker, je mehr sich der Strom der Wunde nähert; sie verursacht selbst, daß die kräftigen Ströme niemals bis zur Wunde gelangen, sondern schon vorher zurückbiegen; nur die feineren, mikroskopischen, gehen weiter bis in ihrer nächsten Nähe, ohne aber den Wundverschluß zu erreichen. Eine mehr oder weniger mächtige Ansammlung von Protoplasma, welche die Ströme vielleicht verhindern könnte bis zur Wunde vorzudringen, tritt also nicht auf.

Die abstoßende Wirkung der Wunde, wie wir jenen Einfluß hier nennen wollen, nötigt also die stärkeren Ströme zum Umbiegen; ihr Einfluß hört aber schon in geringer Entfernung auf, und somit kann sie die akropetale Entwicklung der reflektierten Ströme über größere Entfernungen nicht veranlassen.

Daß eine solche dennoch eintritt, erkläre ich mir in folgender Weise:

Die Energie, welche dem Strom innewohnt, wenn er auf die Wunde trifft, besitzt er noch fast ganz, wenn er, der Abstoßung zufolge, seinen Weg hinauf anfängt. Da dieser Strom dann noch immer von hinten neuen Stoff und Energie zugeführt erhält, drängt diese ihn fortwährend weiter, obwohl er in akropetaler Richtung fließt.

So würde er sich schnell und über große Distanz entwickeln können, wenn er nicht an jedem Balken mit den Plasmaströmchen in Berührung käme, welche von den benachbarten Stellen der Hautschicht in basipetaler Richtung ausgesandt werden. Diese wirken, obwohl sie ganz schwach sind, dem reflektierten Strom entgegen; bei jedem Balken erleidet der starke Strom also einen geringen Verlust, wird er ein wenig geschwächt, welche Schwächung sich sehr oft wiederholt, da die Anzahl der Balken pro 1 mm^2 wenigstens 800 beträgt. Die Abschwächung geht immer weiter, bis entweder der ganze Strom erlischt, oder aber bis er sich wieder nach unten umbiegt.

Nimmt er in letzterem Falle also seinen Weg in basipetaler Richtung, so wird er dann wieder stets kräftiger werden, weil er

1) Es mag an dieser Stelle daran erinnert werden, daß bei der Bildung von Wundkork die Tangentialwände der neuen Phellogenschicht überall der ihr nächsten Stelle der Wunde parallel stehen; auch hier geht also von der Wunde eine richtende Kraft aus, welche mit der Richtung der Wunde selber in engstem Zusammenhang steht.

jetzt an jedem Balken von der Hautschicht neue Masse und Energie zugeführt bekommt.

Daß auch diese Vorstellungsweise mit den Beobachtungen in Einklang ist, geht aus dem folgenden hervor:

1. Wenn jedes Strömchen, welches von der Hautschicht über den Balken hinweg zum zentralen Strom geht, den heruntergehenden Strom verstärkt und den heraufgehenden schwächt, so müssen alle Ströme nach der Blattspitze zu schwächer werden. Und hat man es mit einem reflektierten Strom zu tun, so muß dieser in der Biegung das meiste Plasma führen, also dort am dicksten sein.

Ersteres Verhalten ist ganz allgemein; man sieht es zB. in den oberen, nicht proliferierenden Blättern der Fig. 2*a* und 10. Letzteres Verhalten zeigen die mittleren Blattabschnitte der Fig. 8 und 9.

2. Wenn ein Strom von einer Wunde reflektiert wird, entwickelt sich der heraufgehende Teil sehr langsam, viel langsamer als ein basipetal sich ausbildender Strom. Dieses ist selbstverständlich, wenn man annimmt, daß der akropetale Strom an jeder Stelle Energie einbüßt, anstatt verstärkt zu werden.

Da unter bestimmten Versuchsbedingungen die Stärke (resp. Dicke) eines Stromes nur bis zu einem gewissen Maximum gelangen kann, so folgt daraus, daß der hinaufgehende Strom sich auch nur bis zu einer gewissen Länge entwickeln kann; unter den herrschenden günstigen Versuchsbedingungen sah ich keine akropetal ausgebildeten Ströme, welche länger waren als etwa 35 mm.

War daher bei den oben erwähnten Versuchen mit doppelten Hakenwunden (p. 399 ff.) die Entfernung der Querwunden kleiner als jene maximale Distanz, so gelang es dem Strom schließlich, den Punkt zu erreichen, wo der mittlere Abschnitt mit dem dritten zusammenhängt, und wo also die basipetale Impulsion ihm wieder hilft, anstatt ihn zu hemmen. Nur dann sieht man daher die „Umkehrung" gelingen.

Ist aber jene Entfernung eine zu große, so ist die Energie (und Masse) des Stromes erschöpft, bevor er jene Stelle erreicht, und von einem Übertreten in den dritten Abschnitt, also von einer „Umkehrung", kann dann nicht die Rede sein.

Bei den sechs Versuchen, welche beschrieben und abgebildet wurden, war der Strom imstande, die Gegenwirkung zu überwinden auf Distanzen von 22 mm (Fig. 12, 13*b*), von 24 mm (Fig. 6*a*), von 25 mm (Fig. 3, 5) und von 27 mm (Fig. 4). Bei größerer Entfernung gelang dieses aber nicht.

Solches Mißlingen zeigte sich zB. bei einem der Versuche mit einem Blatte ohne Prolifikationen, bei welchem die Distanz zwischen den Querwunden 40 mm groß war.

Bei einem ähnlichen Blatte war jene Entfernung 30 mm; hier wurde der Strom, obwohl er ziemlich kräftig war, auf der Mitte seines Weges im mittleren Abschnitte zur Bildung einer Schlinge veranlaßt (vgl. Fig. 12), offenbar weil er ganz von der Gegenwirkung überwunden und so im Ganzen mit hinuntergeführt wurde.

3. Daß jene zurückgeworfenen Ströme aber während ihrer Bewegung aufwärts noch eine gewisse Quantität Energie besitzen, zeigten die Versuche, in welchen diese Ströme durch eine kleine Querwunde unterbrochen wurden. Der Stromverlauf in den mittleren Blattabschnitten von den Fig. 3*b*, 6*c* und 13*b*, das heißt die Stauung und Reflexion der Ströme jetzt unterhalb dieser Wunden, beweist solches in unzweifelhafter Weise.

4. Der zurücklaufende Strom besitzt also Energie, welche sich in akropetaler Richtung äußert. Daß dieses nicht von der „Umkehrung" der Polarität herrührt, geht aus dem Umstande hervor, daß das Blatt in nächster Nähe des „umgekehrten" Stromes noch seine normale Polarität zeigt. Vielmehr darf man daraus schließen, daß selbst die Teile der Wandschicht, zwischen welchen der „umgekehrte" Strom liegt, noch die unveränderte Polarität besitzen. Die Fig. 4 und 13 wurden oben (p. 405, 437) als Beweise jenes Verhaltens angeführt.

5. Wenn Ströme veranlaßt werden zurückzukehren, so müssen die Folgen davon die nämlichen sein, was auch die Veranlassung zur Richtungsänderung war. Daher trifft man bei invers gestellten Blättern auf ganz ähnliche Erscheinungen wie bei der Reflexion von Strömen durch Wunden. Die Schlingen unter den beiden Prolifikationen in Fig. 14 und 18, die Reflexion über den Wunden in Fig. 15 und 16*d* sind den soeben genannten Erscheinungen analog, während die beiden Ströme, welche in Fig. 15 unterhalb der Wunde aufgehalten werden, das Beibehalten der unveränderten Polarität zeigen (p. 413).

6. Als indirekter Beweis, daß in der *Caulerpa*-Zelle eine basipetale Impulsion besteht, mag erstens noch angeführt werden, daß bei einer Längswunde niemals eine Reflexion der Ströme auftritt. Zwar werden dann die stärkeren Ströme nicht unterbrochen, doch zahlreiche feinere, mikroskopische dauernd gestört. Der Verlauf der Ströme in Fig. 12, Taf. VII meiner früheren Abhandlung zeigt dieses.

Zweitens spricht dafür, daß eine solche Reflexion (der normalen, also nicht schon „umgekehrten“ Ströme) auch niemals auftritt unterhalb der Querwunden, wie es die Fig. 1, 2*a*, *b*, 7*c*, 10, 12, 22, 23 ziegen; ein ähnliches Verhalten zeigt sich außerdem bei den unteren Querwunden der Fig. 3*a*, 4, 5, 6, 8 und 9.

Aus obigen Gründen meine ich also annehmen zu dürfen, daß jede Stelle des Blattes von *Caulerpa* (wahrscheinlich der Hautschicht des Protoplasmas) einen bestimmten Einfluß auf die Bewegung des Plasmas ausübt. Jede dieser Stellen schiebt eine geringe Menge Plasma in basipetaler Richtung, welche durch Zusammenfließen die mächtigen zentralen Ströme bilden, welche bis zu den entferntesten Stellen der Pflanze (Rhizom und Rhizoiden) gehen. Dann kehren sie, den nämlichen Bahnen entlang, wieder zurück.

Weder im Momente der Rückkehr, noch während dieser können die Ströme an Energie gewinnen, weil diese, wenn solches der Fall wäre, bei den erwähnten Versuchen als akropetale Impulsion zum Vorschein gekommen sein müßte.

Die ganze Energie, welche die Protoplasmabewegung hervorruft, wird also von der Hautschicht geliefert, und zwar beim Anfang der Bewegung basalwärts.

Gegen die oben besprochenen Vorstellungen könnte jedoch ein Einwand erhoben werden, welcher hier nicht unerwähnt bleiben darf.

Wir sahen, daß in abgeschnittenen Blättern die basipetale Richtung der Impulsion eine Plasmaanhäufung an den über den Verletzungen liegenden Stellen hervorruft, und daß dementsprechend die Spitzen sich oft entleeren. Es fragt sich nun, wie es kommt, daß nicht auch in der normalen Pflanze die unteren Teile viel plasmareicher sind wie die oberen? Denn es ist gewiß, daß, wenn in dieser Hinsicht ein Unterschied besteht, es ohne Zweifel gerade die wachsenden Spitzen (also auch die Blattspitzen) sein würden, welche am reichsten an Protoplasma sind.

Wird die basale Anhäufung in dem abgeschnittenen Blatte durch die basalwärts gerichtete Impulsion veranlaßt, so können ihre Folgen nur von einer entgegengesetzten Kraft aufgehoben werden; eine solche muß daher in der unverletzten Pflanze wirksam sein, und außerdem muß sie beim Abschneiden zu wirken aufhören. An welche Kraft oder welche Kräfte könnte man dabei denken?

Da die normale Pflanze durch die Rhizoiden mit dem Schlamme in Verbindung steht und diesem Nahrung entnimmt[1]), während die Blätter nur unter diesen Umständen in kräftigstem Wachstum verbleiben, muß man annehmen, daß das Wachstum einen Reiz ausübt, welcher eine Plasmaansammlung an den Spitzen hervorruft. Ähnliches findet auch bei solchen Parasiten statt, welche Gallenbildung verursachen, da sie als Reiz auf die Zellen wirken und lokale Hypertrophien veranlassen. Eine Plasmaanhäufung in der Umgebung der gereizten Stelle und ein verstärkter Stofftransport ist damit verbunden. Da nun bei der normalen *Caulerpa*-Pflanze die Blattspitzen am stärksten wachsen, sind sie es, welche eine Anziehungskraft auf das Plasma ausüben, und diese wird somit der basalen Anhäufung durch die basipetale Impulsion entgegenwirken.

Wird ein Blatt abgeschnitten, so erlischt damit das Wachstum der Spitze, denn später tritt nur Proliferierung ein. Die Kraft oder die Kräfte, welche die basale Plasmaanhäufung verhinderte, hört somit beim Abschneiden zu wirken auf, nur die basipetale Impulsion bleibt dann übrig, und das Protoplasma gehorcht nunmehr nur dieser Impulsion allein, sodaß die basale Anhäufung eintritt. Erst beim Auswachsen der neuen Wurzeln und Blätter stellt sich der frühere Zustand allmählich wieder her.

In dieser Weise betrachtet, stehen also die Erscheinungen, welche abgeschnittene oder stark verletzte Blätter zeigen, nicht in Widerspruch mit dem, was die unverwundete, bewurzelte Pflanze zeigt.

Aus den beschriebenen Versuchen meine ich nun folgendes schließen zu dürfen:

Caulerpa prolifera besitzt eine sehr ausgesprochene Polarität, welche sich zeigt: erstens in dem Verlauf der stärkeren Protoplasmaströme in dem intakten sowie in dem verletzten „Blatte“, und zweitens in der Organbildung, welche auf schwere Verwundungen folgt.

Nach starken Verletzungen tritt schon bald eine Spaltung im Protoplasten ein, wobei sich von dem grünen, d. h. Chlorophyllkörnerführenden Plasma ein weißliches, trübes „Meristemplasma“ abscheidet.

---

1) Daß *Caulerpa* durch die Rhizoiden anorganische Nahrung aus dem Boden aufnimmt, geht z. B. schon aus dem Umstande hervor, daß Pflanzen mit nicht im Schlamme stehenden Wurzeln viel schwächer wachsen als normal bewurzelte.

Dieses letztere ist es, welches das Auftreten von Neubildungen veranlaßt, und dadurch, daß es dem polaren Einfluß gehorcht, auch den Ort der Entstehung der neuen, adventiven, Rhizome und Rhizoiden im basalen Abschnitte bestimmt. Das Entstehen der Blätter verhält sich einigermaßen abweichend. Während die neuen Organe sich ausbilden, vermischt sich das Meristemplasma im Blatte wieder mit dem übrigen Teil des Protoplasten.

Die polaren Erscheinungen zeigten sich abhängig von einer Energiequelle, bei welcher die Kraft stets in der Richtung nach der organischen Basis (im Blatte) wirkt. Dieser Energiequelle wurde den Namen „basipetale Impulsion" beigelegt[1]).

Der Sitz dieser Energiequelle muß wohl in der Hautschicht des Protoplasten gesucht werden.

Von dem Bestehen einer entgegengesetzten, „akropetalen" Impulsion wurde nie auch nur eine Andeutung gefunden, so daß eine solche außer Betrachtung bleiben mußte. Dieses führte mich zum Schlusse, daß die Polarität von *Caulerpa* ausschließlich auf der Wirkung jener basipetalen Impulsion beruhe, und daß diese es ist, welche der Zelle (resp. dem Blatte) einen Pol verleiht, welcher an der organischen Basis liegt.

Das Fehlen einer akropetalen Impulsion impliziert den Mangel eines zweiten Poles an der organischen Spitze.

Bei *Caulerpa* hätte man somit nur an einen einzigen, aktiven Pol zu denken, und zwar an den basalen. Von einem apikalen Pole könnte man zwar auch reden, als Gegensatz zu dem basalen, doch nur bequemlichkeitshalber und nur unter der Bedingung, daß er als gänzlich passiv aufgefaßt wird.

In der Literatur wurden wiederholt polare Zellen und Gewebe mit Magneten verglichen, wie zB. durch Vöchting in seinen klassischen Untersuchungen über die Transplantation am Pflanzenkörper[2]), oder es wurde der Magnet zur Erläuterung der Besprechungen über Polarität als Beispiel gewählt[3]). Ein solcher Vergleich wäre

---

1) Diese „basipetale Impulsion" würde also wohl einer der „Dominanten" und speziell einer der „Gestaltungsdominanten" Reinke's entsprechen; vgl. seine Arbeit: „Über *Caulerpa*", Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen, Kiel, Neue Folge, Bd. 5, Heft 1, p. 73.

2) Tübingen, 1892, 4.

3) Vgl. zB. Noll, Einfluß der Lage usw., Arbeiten d. Würzburg. Inst., 1888, Bd. III, p. 474.

jetzt, wenigstens für *Caulerpa*, nicht mehr zulässig. Der Magnet weist doch zwei Pole auf; von beiden gehen Kräfte aus, welche gleich stark und nur dadurch verschieden sind, daß sie eine einander entgegengesetzte Wirkung ausüben; beide Pole sind also aktiv. Die *Caulerpa*-Zelle zeigt hingegen ihre Polarität nur einseitig, an dem basalen Pole, weil der apikale Pol fehlt; man könnte sie somit „unipolar“ nennen, gerade im Gegensatz zu dem Magneten.

Die Richtung, in welcher die „basipetale Impulsion“ wirkt, fällt ungefähr mit der Mittellinie des Blattes zusammen; sie ist somit eine konstante für jeden Punkt der Außenschicht des Protoplasten, und überdies eine unveränderliche. Es gelang mir nämlich zu zeigen, daß sie auch dann noch unverändert erhalten ist, nachdem Schwerkraft oder Wunden die Protoplasmaströme um 90° oder selbst um 180° von ihrer ursprünglichen Richtung zum Abweichen brachte, wobei also die Polarität scheinbar umgekehrt war.

Ob vielleicht aber dennoch ganz junge Blätter zu einer völligen Umkehrung der Polarität imstande wären, muß ich dahingestellt sein lassen.

Da die Versuche also bewiesen haben, daß die *Caulerpa*-Zelle nur einen aktiven Pol besitzt, so fragt es sich, wie andere polare Zellen, freilebende oder Gewebezellen, sich in dieser Hinsicht verhalten? Besitzen diese zwei entgegengesetzt wirkende, also aktive Pole, oder zeigen sie sich der *Caulerpa* ähnlich?

Es sind mir keine Beobachtungen bekannt, welche jetzt schon eine definitive Schlußfolgerung erlauben würden, sodaß neue Untersuchungen die Entscheidung bringen müssen. Doch gibt es einige Versuchsergebnisse, welche mit der hier besprochenen Frage in Verbindung stehen, und welche ich daher hier kurz erörtern will.

Was die Polarität freier Zellen betrifft, möchte ich an die interessanten Versuche Nolls mit *Bryopsis* erinnern[1]), welche zeigten, daß bei umgekehrt gestellten Pflanzen, wenn sie in ihrem Wachstum etwas aufgehalten wurden und also länger der entgegengesetzten Wirkung der Schwerkraft ausgesetzt wurden, sich die Polarität umkehren konnte, indem einige Sproß- und Astspitzen als Wurzelfäden, und zwei Wurzeln (bei einem Exemplare?) als Stämmchen weiter wuchsen.

1) a. a. O., p. 468—470.

Außerdem entwickelte sich aber in den meisten Fällen an der oberen, basalen Schnittfläche ein schräg oder horizontal hervortretender, dann aufwärts wachsender Schlauch mit Fiederbildung. Diese Adventivbildung möchte ich nun der Wirkung der unverändert erhaltenen normalen Polarität im Protoplasten des Stämmchens zuschreiben, wie die Rhizombildung an der Basis abgeschnittener Blätter von *Caulerpa*. Jene Versuche würden zeigen, daß im älteren Teile des Pflänzchens die ursprüngliche Polarität unverändert blieb, während vielleicht das Umkehren der Polarität nur im Meristemplasma an Stamm- und Wurzelspitzen vor sich ging. Und da die normal gebliebene Polarität sich auch hier nur an der organischen Basis zeigte, scheint es mir bis auf weiteres wahrscheinlich, daß auch bei *Bryopsis* die so ausgesprochene Polarität auf dem Bestehen eines einzigen, aktiven, basalen Poles beruhe.

Ist dieses richtig, so werden die übrigen Siphoneen sich auch wohl nicht prinzipiell abweichend verhalten.

Was die Gewebezellen betrifft, so sind die Verhältnisse verwickelter. Zahllos sind die Versuche, welche die Polarität in Stengeln, Wurzeln und Blättern höherer Pflanzen nachgewiesen haben, doch über die Polarität der Zellen lehren sie uns in direkter Weise nur sehr wenig. Nur das steht fest und wird auch allgemein angenommen, daß die Polarität der Gewebe auf den polaren Eigenschaften der sie aufbauenden Zellen beruht, so daß die polare Energie eines Pflanzenteiles als die Resultante der polaren Energien der betreffenden Zellen aufzufassen ist, gerade so wie die Kraft eines Magnetes die Resultante darstellt aller magnetischen Kräfte der Molekülen des Stabes.

Könnte man nun zeigen, daß ein bestimmtes Gewebe unipolar ist, so würde man daraus schließen dürfen, daß auch die ihn aufbauenden Zellen nur einen aktiven Pol besitzen.

Inwieweit es schon jetzt möglich wäre, aus den bekannten Versuchen für bestimmte Fälle die Bestätigung dieses Satzes abzuleiten, will ich hier nicht ausführlich untersuchen. Doch möchte ich hier jenen Gedanken kurz an einigen altbekannten Versuchsergebnissen prüfen.

Die Regenerationserscheinungen an Blättern zB. scheinen mir in ungezwungener Weise erklärbar zu sein, wenn man von der „Unipolarität“ der Zellen, speziell der Parenchym- (und Epidermis-?) Zellen, ausgeht. Es ist bekannt, daß in sehr vielen Fällen Blätter höherer Pflanzen, nachdem sie abgeschnitten wurden, Wurzeln und

seltener auch Knospen bilden[1]). Diese treten immer nur am Blattstiel und an der Blattbasis auf, während die Blattspitze niemals adventive Organe produziert. Bei *Begonia* bilden sich außerdem Knospen oberhalb jeder Durchschneidung der Nerven. Alle solche Blätter zeigen also, mutatis mutandis, eine treffende Ähnlichkeit mit den abgeschnittenen Blättern von *Caulerpa*, so daß ich, bis auf weiteres, jenes Verhalten der Blätter höherer Pflanzen als eine Andeutung betrachten möchte, daß auch ihre Zellen nur einen aktiven, und zwar basalen, Pol aufzuweisen haben.

Die Wurzelbildung an Stecklingen, welche auch stets nahe an der Basis des Zweiges vor sich geht und stets die am meisten basalen Teile der Rinde auswählt, ließe sich in ähnlicher Weise erklären, um so mehr, als auch hier dieser Wurzelbildung keine Knospenbildung an der organischen Spitze gegenüberzustellen ist. Vöchting zB., welcher die Adventivbildungen sehr vieler Pflanzen wohl am eingehendsten untersuchte, hat nur bei Stecklingen (Internodialstücken) einer einzigen Pflanze Neubildung von Knospen beobachtet. Diese Pflanze war *Begonia discolor*[2]), und auch hier fehlte der erwartete Gegensatz zwischen Spitze und Basis, denn die häufigste Art des Verhaltens der Internodialstücke war folgende: Einige Zeit nach der Einleitung des Versuchs ging die Spitze in Fäulnis über, welche immer weiter um sich griff. Dann, wenn sie schon der Basis bis auf wenige Zentimeter nahe gerückt war, bildeten sich an dieser kleine Adventivsprosse. Auch hier treten also die Neubildungen (Knospen) nur nach der organischen Basis zu auf, wie bei den Blättern; daß die höherliegenden Zellen der Internodien absterben und jene der Blätter nicht, mag auf ungünstigere Ernährungszustände zurückzuführen sein[3]), und darauf wäre somit kein prinzipieller Wert zu legen.

Es zeigt sich also, daß bestimmte Gewebe der Internodien sehr vieler Pflanzen das Vermögen besitzen, an der organischen Basis Wurzeln zu bilden, aber nicht das, Adventivknospen zu produzieren (vielleicht hat es dieses letztere Vermögen verloren infolge des allgemeinen Auftretens von Knospen an den Knoten),

1) Ich lasse hier also diejenigen Fälle unbesprochen, wo sich am normalen Blatte Knospen bilden, welche sich zu jungen Pflänzchen entwickeln können, wie zB. bei *Cardamine pratensis*, *Bryophyllum calycinum* usw.

2) Vöchting, Über Organbildung im Pflanzenreich, Bonn 1878, p. 79, 80.

3) Es erinnert außerdem sehr an das oben beschriebene Sichentleeren der Blattspitzen von *Caulerpa*.

und daß in dem einzigen Fall, wo auch diese sich bildeten, sie an der basalen Hälfte auftraten. Auch hier trifft man also ein ähnliches Verhalten an wie bei den erwähnten Blättern höherer Pflanzen und bei *Caulerpa*, und auch hier wäre somit vorläufig wohl der Schluß gestattet, daß auch in den Internodien die betreffenden Zellen unipolar sind. Wenn aber auch noch viel daran fehlt, daß schon bewiesen sei, daß auch die Zellen höherer Pflanzen unipolar seien, so liegt meines Erachtens doch genügende Veranlassung vor, bei weiteren Versuchen diesen Satz als Untersuchungshypothese zu benutzen.

Dabei muß dann aber auf zwei Umstände geachtet werden. Erstens, daß, obwohl in den besprochenen Fällen der einzige aktive Pol stets der organischen Basis zugekehrt war, dieses nicht überall der Fall zu sein braucht, weil es ebenso gut möglich ist, daß bei Zellen anderer Gewebearten der aktive Pol apikal, oder vielleicht auch lateral, liegt.

Zweitens hat Vöchting[1]) durch seine sorgfältigen Untersuchungen gezeigt, daß es Gewebe gibt, deren Zellen sich nicht nur in longitudinaler, sondern auch in radialer Richtung polar verhalten. Würde auch für solche Zellen meine Auffassung gelten, so würden diese also zwei aktive Pole besitzen, aber nicht solche, die einander entgegengesetzt sind, sondern die, voneinander unabhängig, ihre Wirkungen einseitig, in senkrecht aufeinander stehenden Richtungen ausüben.

Leiden, Mai 1905.

Figuren-Erklärung.

Alle Figuren beziehen sich auf *Caulerpa prolifera* Lam.; die meisten sind in natürlicher Größe gezeichnet, bei den übrigen ist die Vergrößerung angegeben. Die Linien, welche auf den Blättern gezeichnet sind, stellen die mit bloßem Auge sichtbaren Protoplasmaströme vor. Die schwarz gezeichneten waren im lebenden Blatte grün, durch mitgeschleppte Chloropyllkörner, die roten hatten eine weißliche Farbe, da sie aus Meristemplasma bestanden. Alle Ströme sind möglichst genau in ihrem Verlauf, ihrer Anzahl und ihrer relativer Stärke gezeichnet.

Tafel IX.

Fig. 1. Blatt einer Pflanze, gezeichnet bald nachdem es aus dem Meere heraufgebracht wurde (p. 398).

1) Über Transplantation am Pflanzenkörper, 1892, 4.

Fig. 2*a*. Blatt mit zwei Querwunden, 3 Tage nach der Verletzung (p. 404, 429).

Fig. 2*b*. Blatt mit einer Zickzackwunde, 5 Tage nach der Verletzung (p. 404, 429).

Fig. 3*a*. Rhizomstück mit Blatt, an welchem eine doppelte Hakenwunde gemacht wurde, 12 Tage nach der Verwundung. Die „Umkehrung" war gelungen durch das Auftreten eines fortlaufenden Stromes von der Blattspitze bis zur Basis. Während des Versuchs hatten sich fünf Prolifikationen gebildet (p_1—p_5), welche resp. 37, 35, 33, 41 und 16 mm lang und alle ungefähr 6 mm breit waren. Nachdem die Zeichnung fertig war, wurde p_5 entfernt, und dann die kleine Querwunde gemacht an der angegebenen Stelle im mittleren Blattabschnitte (p. 400, 405).

Fig. 3*b*. Dasselbe Blatt von Fig. 3*a*, 19 Tage später. Während dem waren noch drei Prolifikationen (p_6—p_8) aufgetreten (p. 405).

Fig. 4*a*. Abgeschnittenes Blatt mit doppelter Hakenwunde, 22 Tage nach der Verwundung; die „Umkehrung" gelang. Alle die Prolifikationen wurden während des Versuchs gebildet (p. 402, 405). Bei × befand sich ein Rhizom mit einer Prolifikation und Rhizoiden, und genau hinter dem Rhizom ein kräftiges Rhizoid.

Fig. 4*b*. Längsschnitt durch das Blatt von Fig. 4*a*, durch die Anheftungsstelle des Rhizomes, also durch ×. Die Blattdicke ist absichtlich etwas zu groß gezeichnet (p. 431, 439).

Fig. 5. Blatt mit doppelter Hakenwunde, welche noch mit einer Längswunde kombiniert wurde. In dieser Figur wurden nur die stärksten der sichtbaren Plasmaströme gezeichnet (p. 402). [Die Schlinge über der mittleren Längswunde ist ein Teil dieser Wunde und hätte daher schraffiert sein sollen. Der Strom zwängt sich zwischen den beiden Teilen der Wunde hindurch].

Fig. 6*a*. Ähnliches Blatt wie in Fig. 4. 16 Tage nach der Verwundung; die „Umkehrung" war auch hier zustande gekommen. Sofort nach dem Zeichnen wurde die kleine Querwunde im mittleren Blattabschnitte gemacht, an der angegebenen Stelle.

Fig. 6*b*. Rückseite von einem Teil des Blattes von Fig. 6*a*.

Fig. 6*c*. Das Blatt von Fig. 6*a*, 6 Tage später (p. 401, 405).

Fig. 7*a*. Mittleres Stück aus einem Blatte, im Ganzen etwa 200 mm lang, mit einer sehr langen, schief stehenden Wunde, welche aber noch eine Verbindung von etwa 1 $^1/_2$ mm Breite bestehen ließ. Die Zeichnung wurde 13 Tage nach der Quetschung gemacht (p. 428, 429, 439).

Fig. 7*b*. Längsschnitt durch das Blatt von Fig. 7*a*, und zwar durch die Ansatzstelle des Rhizoms. Die Blattdicke ist etwas zu groß gezeichnet (p. 429, 439).

Fig. 7*c*. Gipfel eines Blattes mit einer etwas schief stehenden Querwunde, 18 Tage nach der Verwundung. Die Prolifikationen B_1 und B_2 waren schon von vornherein da (p. 428, 429, 439).

Fig. 8. Mittlerer Teil eines Blattes mit doppelter Hakenwunde, bei dem die „Umkehrung" nicht zustande kam, etwa 18 Tage nach der Verwundung. Die beiden Prolifikationen und die Rhizoiden hatten sich während des Versuchs gebildet (p. 401, 440).

Fig. 9. Ähnliches Blatt wie in Fig. 8, mit ähnlichem Versuchsresultat, etwa 20 Tage nach der Verwundung. Die obere Hälfte des mittleren Abschnittes (in der Figur schattiert) hatte sich völlig entleert. 2 mal vergr. (p. 401, 419).

Fig. 10. Blatt mit Λ-förmiger Wunde, 9 Tage nach dem Abschneiden und nach der Verletzung. Die obere Prolifikation war schon früher da, die beiden kleineren, unteren sind nachher gebildet. Die Rhizoiden waren schon nach 5 Tagen aufgetreten (p. 419, 436).

Fig. 11. Obere Hälfte eines Blattes durch eine V-förmige Wunde verletzt, etwa 6 Tage nach der Verwundung (p. 419).

Fig. 12. Größeres Blatt mit doppelter Hakenwunde, 2—3 Wochen nach der Verletzung; ein Rhizom *R* hatte sich während dem gebildet. Die „Umkehrung" kam nicht zustande, weil im mittleren Abschnitte der Hauptstrom eine Schlinge bildete und zurücklief (p. 402).

Fig. 13. Ähnliches Blatt wie in Fig. 12, 2—3 Wochen nach der Verletzung. Auch hier hatte die „Umkehrung" sich nicht vollzogen, da die Ströme im mittleren Blattabschnitte zwar fast, aber nicht ganz bis an die Ansatzstelle des dritten Teils reichten (p. 402, 405, 437).

Fig. 13*a* zeigt das Verhalten (etwas schematisiert), gleich bevor die kleine Querwunde gemacht wurde an der dort angegebenen Stelle.

Fig. 13*b* gibt das Bild (ganz genau) einen Tag nachdem diese kleine Wunde gemacht wurde.

Tafel X.

Fig. 14. Umgekehrt in Schlamm eingepflanztes Blättchen, nach 12 Tagen. Prolifikation und Rhizoiden hatten sich während dem gebildet; die an der Blattspitze entstanden nach 9 Tagen, die am Blattstiele waren schon früher da; 2 mal vergrößert (p. 408, 411, 412).

Fig. 15. Untere Blatthälfte, invers in Schlamm eingepflanzt. Nachdem das Blattstück sich bewurzelt hatte und einige Prolifikationen ausgebildet waren, wurde, 18 Tage nach dem Auspflanzen, die Querwunde gemacht; 16 Tage darauf wurde die Zeichnung angefertigt (p. 409, 412, 414, 438).

Fig. 16*a*. Invers in Schlamm eingepflanztes Blatt, nach einer Kultur von 11 Tagen.

Fig. 16*b*. Hinteransicht der Blattspitze von Fig. 16*a*. Nachdem diese Zeichnungen angefertigt waren, wurde das Blatt bei der punktierten Linie durchschnitten und auch das Blättchen p_2 samt den darüberstehenden Rhizoiden abgeschnitten (p. 408).

Fig. 16*c*. Dasselbe Blatt 8 Tage nach Fig. 16*a* und *b*; wurde nachher verwundet.

Fig. 16*d*. Dasselbe Blattstück wie Fig. 16*c* (nur jetzt 2 mal vergrößert), einen Tag später (p. 412).

Fig. 17*a*. Verkehrt-herzförmiges Blättchen, 11 Tage nachdem es mit der Spitze in Schlamm gepflanzt wurde (p. 408).

Fig. 17*b*. Dasselbe Blättchen 27 Tage später (p. 438).

Fig. 18. Unterer Teil eines Blattes (im Ganzen 114 mm lang, an der Spitze ausgerandet), nachdem es während 16 Tagen umgekehrt im Bassin verweilt hatte. Einige der aus den Prolifikationen heraustretenden Ströme gehen hinunter, bilden Schlingen und kehren dann wieder zur Blattbasis zurück (p. 411, 412).

Fig. 19. Unterer Teil eines Blattes, auf dem sich eine junge Prolifikation entwickelt hatte; das Blatt war normal grün, in der Mitte lief ein Bündel kräftiger Ströme von Meristemplasma, mit welchem sich das aus der, ganz elfenbeinweißen, Prolifikation tretende Bündel vereinigte. Die Stränge grünen Plasmas wurden in der Zeichnung fortgelassen (p. 441).

Fig. 20. Abgeschnittenes Blatt mit der Spitze in Schlamm eingepflanzt, nach 13 Tagen. Diese Zeichnung stellt den allgemeinen Fall dar, welcher sich bei Kultur abgeschnittener Blätter zeigt: ein neues Rhizom entwickelt sich an der Stelle, wo der Stiel in die Lamina übergeht, und die neue Prolifikation entsteht weiter nach der Blattspitze zu. Die punktierten Linien auf der Prolifikation und quer auf dem Rhizom

deuten die Größe beider Organe an, 5 Tage bevor die Zeichnung angefertigt wurde (p. 409, 410, 427, 439).

Fig. 21 *a*. Mittlerer Teil aus einem Blatte mit sehr schief stehender Wunde, 6 Tage nach der Verletzung. Die Wunde war auch hier wieder ein innerer Verschluß, ohne äußerliche Beschädigung. Dieser Verschluß war aber nicht ganz vollständig: zwei sehr schmale Öffnungen blieben bestehen; die eine ist in der Figur noch offen, in der andern hat sich nachher das Rhizom R_2 gebildet. Die Rhizoiden r_1 und r_2, sowie die Rhizome R_1—R_2, deren Stelle in dieser Figur angegeben ist, entwickelten sich aber 6 Tage später als die Zeichnung angefertigt wurde. Von *a* bis *b* war das Blatt ganz weiß, von *b* bis *c* hellgrün, sonst dunkelgrün, mit Ausnahme eines kleinen Fleckens (in der Figur rot) in der Nähe von r_2 (p. 428, 433, 436, 438). 2 mal vergrößert.

Fig. 21 *b*. Unterer Teil der Fig. 21 *a*, 4 Tage später. Das Meristemplasma hatte sich zurückgezogen, die Spitze war entleert und durch eine feine gelbe Linie *g* vom lebenden Plasma abgeschlossen (p. 437).

Fig. 22. Blatt mit ähnlicher Wunde wie in Fig. 21 *a*, 4 Tage nach der Verletzung. Die abgestorbenen Stellen waren zufälligerweise entstanden vor Anfang des Versuchs. Die rote punktierte Linie begrenzt den weißlichen Flecken, auf welchem die Rhizoiden entstanden, die schwarzpunktierte Linie den hellgrünen Teil; genau an der Stelle, wo diese einander berühren, hat sich später das Rhizom gebildet, denn dieses (R) und die Rhizoiden (r_1 und r_2) kamen erst 5 Tage später zum Vorschein, als die Zeichnung gemacht wurde. Die schwarzen Linien bedeuten wieder die grünen Protoplasmaströme, die roten Linien die Ströme von weißlichem Meristemplasma (p. 432, 433, 436, 438).

Fig. 23 *a*. Blatt mit Λ-förmiger Wunde, 5 Tage nach der Verletzung. Die rote, punktierte Linie begrenzt den weißen Flecken (p. 433, 436). Zugleich mit dieser Zeichnung wurde ein Aquarell von diesem Blatte gemacht, in doppelter Größe. Jenes Aquarell, wieder auf natürliche Größe reduziert, ist reproduziert in Fig. 23 *c*.

Fig. 23 *b*. Dasselbe Blatt von Fig. 23 *a*, 4 Tage später. Die roten, punktierten Linien begrenzen die beiden weißlichen Flecken. Auf diesen entstanden, wieder 2 Tage später, die 6 Rhizoiden, und an der Grenze des grünen Teils das Rhizom R (p. 433 und 438).

Tafel XI.

Fig. 24 *a, b*. Querschnitt durch eine durch Druck gequetschte Stelle. Es hat sich zwischen den beiden Zellwänden ein Pfropfen gebildet, welcher einen lokalen, vollkommenen Verschluß darstellt. Neben der Quetschung ist das Blatt etwas aufgetrieben, da einige Balken zerrissen sind. In Fig. 24 *b* (eine Vergrößerung auf 350 mal von der Stelle *p* in Fig. 24 *a*) sieht man, daß eine neue Zellulosemembran den Pfropfen umkleidet und sich über die Zellwand fortsetzt, *x x* sind zwei Balken (p. 396).

Fig. 25 *a*. Unterer Teil eines vor etwa 2 Wochen abgeschnittenen Blattes; lang 165 mm. Es hatten sich am Blattstiel 2 Rhizome gebildet, und unmittelbar dahinter 2 kräftige Rhizoidbündel. Unter jedem der beiden Rhizome brach außerdem noch ein kleines Bündel Wurzeln hervor (p. 428, 430, 431, 439).

Fig. 25 *b*. Vergrößerung (4½ mal) der Spitze des oberen Rhizoms, R_1, der vorigen Figur; das Rhizom endete mit einem stark entwickelten Rhizoid, weil die Rhizomspitze, in *x* noch sichtbar, nicht weiter gewachsen ist (p. 439).

Fig. 26. Normale Rhizomspitze (13 mal vergrößert), nachdem sie vor kurzem die Anlage eines Rhizoids gebildet hat. Das Rhizom steht wagerecht, die Spitze ist stets etwas gehoben (p. 428, 439).

Fig. 27. Stück aus der unteren Hälfte eines Blattes, welches 157 mm lang war. Es war während 24 Tagen umgekehrt aufgehängt gewesen; während dem war die Prolifikation B (auf der Vorderseite) und das Rhizoid r_1 (auf der hinteren Fläche des Blattes) gebildet worden. Dann wurde mitten aus diesem Blatte das Stück ausgeschnitten, welches B und r_1 trug, und dann weiter kultiviert. Fig. 27*a* wurde gezeichnet 1 Tag nach dem Ausschneiden, *b* 5 Tage später und *c* wieder 4 Tage nachher. Die roten, punktierten Linien begrenzen die weißen Flecken; der schraffierte Teil in *c* starb durch unbekannte Ursache ab. R_1 und R_2 zwei Rhizome, r_2—r_4 drei Rhizoiden an der Hinterseite des Blattes. Die grünen Protoplasmaströme, welche aus der Prolifikation heraustreten, gehen zuerst nach der Wunde und dann zum Rhizom (R_1) und den Rhizoiden r_2—r_3 (p. 416).

Fig. 28. Ähnliches Blatt wie in Fig. 27, es hatte also während 23 Tagen in inverser Lage verweilt; während dem war die Prolifikation B, sowie die Rhizoiden r_1—r_5 gebildet worden. Nachdem der untere Teil entfernt, und der obere Abschnitt während 8 Tagen weiter kultiviert war, wurde es gezeichnet. In der Zwischenzeit hatte sich das Rhizom (R) gebildet. Alle Ströme verliefen hauptsächlich in der Längsrichtung, eine direkte Verbindung zwischen B und r, oder zwischen B und R, trat nicht auf. An der Stelle, wo das aus der Prolifikation tretende Bündel auf die Wunde traf, bildete sich, 2 Tage später, noch ein Rhizoid (r_6), welches aber doch in die Figur eingezeichnet wurde (p. 417).

Fig. 29*a*. Ähnliches Blatt wie Fig. 27 und 28; es hatte vor dem Versuch auch 23 Tage in inverser Lage verweilt, dann wurde der untere Teil längs der punktierten Linie entfernt. Die Ströme wurden hier nicht gezeichnet.

Fig. 29*b*. 4 Tage später bildete sich der Anfang eines kleinen Rhizomes (R_1). An den Blattecken zeigten sich kleine weiße Flecken und auch einer in der Mitte, in welcher weiße Ströme sichtbar waren. Man unterscheidet also fünf Stromsysteme: die drei, welche aus Meristemplasma bestehen (von welchen eins mit r_1 zusammenzuhängen scheint) und dazwischen zwei Systeme von grünen Strömen. Nur die beiden letzteren stehen in Verbindung mit der Prolifikation B und mit dem Rhizom R_1.

Fig. 29*c*. Wieder 4 Tage später hatten die weißen Ströme sehr zugenommen; R_1 war sehr gewachsen, und ein zweites Rhizom R_2 war neu aufgetreten. Die fünf Stromsysteme sind noch immer deutlich, doch ist ein sechstes hinzugekommen, welches aus R_2 hinuntergeht. Die drei Systeme weißer Ströme gehen bis zur basalen Wunde und kehren dort um, die drei Systeme grüner Ströme hingegen gehen nur bis zur Wunde. Eine Verbindung zwischen je zwei der Organe, Prolifikation, Rhizom oder Rhizoid ist völlig ausgeblieben. Die Rhizoide r_2—r_4 waren an dem Tage noch nicht vorhanden, sondern traten erst zwei Tage später auf; r_4 entstand also unter B, sowie in Fig. 28 r_6 unter B (p. 417, 418, 432, 433).

Fig. 30. Blatt mit einer handförmig geteilten Prolifikation; es wurde Mitte Juli aus dem Meere heraufgebracht (p. 398).

Fig. 31. Proliferierendes Blättchen, seltene Form, bei welchem eine gestielte Prolifikation aus dem oberen Blattrande hervorgeht (p. 423).

Fig. 32. Großes Blatt in drei Teile geteilt, nach 17tägiger Kultur. Die schwarzen Punkte bedeuten Rhizoiden, welche an der Rückseite des Blattes entsprangen. Die Rhizoiden treten überall noch ein wenig näher an die basale Wunde heran als die Rhizome (p. 424, 427—430).

Fig. 33—35. Drei unverwundete Pflanzen verweilten während einiger Minuten auf dem Arbeitstisch, bis sie anfingen ein wenig schlaff zu werden. Dann wurden die Pflanzen weiter kultiviert, und drei der Blätter am nächsten Tag gezeichnet. In

den drei Figuren gibt die punktierte Linie *a* die Lage des oberen Blattrandes beim Anfang des Versuchs an, die ausgezogene Linie die Form des Blattes zwei Tage nachher (p. 423, 425).

Fig. 36. Langes Blatt mit vier Prolifikationen (von welchen drei aus dem oberen Blattrande hervorsproßten), welche sich bei der Kultur in einem ungenügend beleuchteten Bassin entwickelten (p. 397, 423, 426).

Fig. 37. Blatt aus dem nämlichen Bassin wie das von Fig. 36 (p. 397).

Fig. 38 *a*, *b*, *c*. Abnormal geformtes Blatt, welches wie aus drei halben Blattspreiten zusammengefügt ist. *a* und *b* zeigen es in zwei verschiedenen Seitenansichten, *c* im Querschnitt (p. 398).

Über Regeneration und Polarität
sowie verwandte Wachstumsvorgänge bei Polysiphonia und andern Algen.

Von

Fr. Tobler.

Mit Tafel XII—XIV.

Vorliegende Arbeit schließt sich eng im Thema an meine früheren Studien an verwandten Objekten an (Tobler III). Dort hatte ich mir die Aufgabe gestellt, das Eigenwachstum der Pflanzenzelle zu studieren, wie es durch die Einordnung in den Verband des Organismus gehemmt oder modifiziert, bei Störung des Systems oder Lösung des Zellkomplexes zur Geltung kommt. Aus verschiedenen Gründen empfehlen sich marine Algen als Objekte, und zwar hatten mir bisher vor allem einige Ceramiaceen von einfacher Organisation, aber typischem Habitus gedient. Denn dessen Vorhandensein und Kenntnis ermöglichen allein die Beobachtung der Korrelationsstörungen im Organismus, die oft in morphologischen Anomalien zum Ausdruck kommen. Die einfachere Organisation aber erleichtert in größerem Umfange die Trennung und Isolierung der einzelnen Teile des Pflanzenkörpers, sowie ihre Kultur in diesem Zustande. Damit ist auch schon die Methode der neuen Studien angedeutet. Einmal handelt es sich um die sog. Degenerationskulturen, zu denen bei längerer Zeitdauer fast alle Kulturen von Meeresalgen in Aquarien von selbst werden, deren Effekt sich aber durch besondere Versuchsanstellung wesentlich beschleunigen läßt. Ferner müssen größere und kleinere Teilstücke des Versuchsobjektes, deren Abtrennung entweder im Verlaufe der Degenerationen auf natürlichem Wege oder auch durch Präparation geschehen kann, unter möglichst günstigen Bedingungen kultiviert und in ihrem weiteren Wachstum beobachtet werden. Meine Objekte waren nun bei der Fortsetzung der oben skizzierten Untersuchungen zunächst

verschiedene Arten der Rhodomelaceengattung *Polysiphonia*. Im Gegensatz zu den früheren Objekten findet sich hier auf dem mehrzelligen Querschnitt von Stamm und Ästen eine differente Wertigkeit der Zellen[1]). Und das ist der Grund für die Abweichung und Komplizierung mancher Punkte gegenüber der früheren Arbeit. Außerdem habe ich aber auch manche Punkte aus der ersten Arbeit hier in allgemeinerem Zusammenhang rekapitulieren müssen und verschiedene Beobachtungen an den Objekten der früheren Untersuchung erst hier geben können, wo sich mit besserer Darstellung des Themas eher ein geeigneter Platz bot.

Endlich wird man auch hie und da biologische Bemerkungen und Noten finden, wie ich sie im Laufe der verschiedenen Studien am Meere zu sammeln Gelegenheit hatte; ich fügte sie hier immer da ein, wo ich nachweisen zu können glaubte, daß alle die Wachstumsabweichungen auch in der Natur eine Rolle spielen und keineswegs bloß künstliche Deformationen seien. Die Regenerationserscheinungen (Kap. 3) sind natürlich weitaus wichtiger als die vorher behandelten Adventivbildungen u. a. Dennoch war deren Betrachtung im Zusammenhang mit der Regeneration nötig und zwar zweckmäßiger der letztern voraufgehend. Besteht natürlich auch nicht jene enge Beziehung zwischen beiden Erscheinungsgebieten wie in der Zoologie, wo eine verbreitete Ansicht jetzt alle überzähligen Bildungen auf Wundreiz zurückführt, so liegt doch auch bei den Pflanzen ein Zusammenhang vor.

Trotzdem die Untersuchungsobjekte Algen sind, hoffe ich doch den allgemeinen Fragen des Themas gerecht zu werden und erwarte ein anderes als algologisches Interesse. Es liegt in der Natur des Themas, daß die allgemeineren Gesichtspunkte sich erst mit wachsendem Material deutlicher herausheben. Die getrennte Publikation der ersten Mitteilungen hat diesen vielleicht ein mehr algologisches Äußere verliehen, anderseits aber besser gelehrt, das Thema zu formulieren, auszuführen und zu erweitern. So habe ich denn in dieser Arbeit dem Theoretischen mehr Raum gegönnt und auch die Heranziehung von Vergleichen mit zoologischen Untersuchungen nicht außer acht gelassen.

---

1) Eine vorläufige Mitteilung dieser Arbeit, deren Ausarbeitung ich längere Zeit aufzuschieben genötigt war, gab ich in Bergens Museums Aarbog 1903, Nr. 11. (Tobler IV). An diese Mitteilung lehne ich mich in den obigen einleitenden Sätzen z. T. wörtlich an.

Die Beobachtungen stammen zum kleineren Teil aus den Jahren 1902/3 von Neapel, zum größeren sind sie der Ertrag eines längeren Aufenthaltes (1903) an der biologischen Station in Bergen (Norwegen). Die königlich preußische Akademie der Wissenschaften zu Berlin gewährte mir die Mittel dazu; der hohen Körperschaft statte ich an dieser Stelle meinen besonderen Dank ab. Ebenso benutze ich die Gelegenheit gern, um der vielfachen freundlichen Hilfe des Vorstehers der Bergenser Anstalt, Herrn O. Nordgaard, sowie der Administration des dortigen Museums (Herrn Dr. Brunchorst) und der Unterstützung von seiten des Herrn Dr. H. H. Gran dankbar mich zu erinnern.

Den Stoff versuche ich nach folgender Disposition wiederzugeben:

Kapitel 1.

Das Material.

Es dürfte angebracht sein, die verwendeten, vielleicht in ihrer Morphologie nicht allgemein bekannten Formen kurz zu charakterisieren[1]).

1. ***Polysiphonia.*** Der Thallus dieser Rhodomelacee besteht aus einer axilen Zellreihe und einem diese umgebenden Mantel von

1) Für die Morphologie der auch hier häufig genannten, einfacheren Formen, die Objekte der ersten Mitteilung waren, sei auf den betreffenden Abschnitt jener Arbeit verwiesen.

Perizentralzellen, die ihren Ursprung aus den Zentralen genommen haben. Die Perizentralen haben unter sich und mit den Zentralen gleiche Länge, und so kommt ein stockwerkartiger Bau zustande, der oft schon makroskopisch sichtbar ist. Die Stockwerke (Glieder) der Achse können sich sekundär noch erheblich strecken. Die Verzweigungen werden von der Zentralen aus angelegt, meist vor Entstehung der Perizentralen am Scheitel. Verschieden ist bei den Spezies die Häufigkeit der Verzweigung, es können auch Segmente der an der Spitze stehenden Scheitelzelle ohne Anlage zum Seitenorgan bleiben. Ebenso wechselt die relative Größe der Seitensprosse. Beides sind quantitative Faktoren der Entwicklung von Wichtigkeit für den Habitus. Die Stellung der Seitenorgane ist oft spiralig, oft unregelmäßig.

Es dienten folgende Formen:

Polysiphonia urceolata (Lightf.) Grev., gute Abbildung der Spezies bei Harvey III, CLXVIII (Kützing XIII, 78, 92). Aus Bergen.

Thallus mit vier Perizentralen; die untersten und obersten Glieder kurz, die übrigen allmählich 2—4mal, mitunter bis 10mal länger als der Durchmesser (Hauck p. 221). „Seitensprosse sind schraubig angeordnet, stehen meist an jedem 3. oder 4. Segment. Durch leichte Torsion des Stammes wird die ursprüngliche Eindrittelstellung oft verändert und daraus erklärt sich die bisweilen zweizeilig alternierende oder auf längere Strecken sogar einseitige Anordnung der Äste“ (Falkenberg p. 150—152).

Polysiphonia violacea (Roth) Grev., leidliche Abbildung bei Harvey III, CCIX (Kützing XIII, 97*b*, 98). Aus Bergen.

Thallus mit vier Perizentralen, aus diesen im untersten Teil berindende Hyphen hervorgehend. Die mittleren Glieder 1—5mal, die unteren und obersten 1—1 $^{1}/_{2}$mal so lang als der Durchmesser oder etwas kürzer. Schlaffe Form (Hauck p. 225). „Die Anlegung von normalen Seitengliedern erfolgt ausschließlich am Scheitel durch Bildung von Blättern, die in $^{1}/_{4}$Divergenz schraubig angeordnet sind und nur an den untersten Segmenten der Sprosse fehlen . . . Die Ausbildung von Seitensprossen liegt den Basalzellen der Blätter ob. Ihre Zahl ist außerordentlich schwankend, denn während an manchen Abschnitten des Stammes jedes Segment

einen Ast trägt, fehlt an andern Stellen auf lange Strecken jeder Ast. Die Äste gehen unter spitzem Winkel vom Muttersproß ab“ (Falkenberg p. 116).

Polysiphonia variegata (C. Ag.) Zan., gute Abbildung bei Harvey III, CLV [119] (Kützing XIII, 81, 90). Lokalisiert in schmutzigem Wasser. Neapel.

Thallus mit 5—8 Perizentralen, die unteren und obersten Glieder kürzer oder ebenso lang, die übrigen 2- bis fast 4mal länger als der Durchmesser (Hauck p. 236). „Die Sprosse bilden am Vegetationspunkt schraubig gestellte Blätter, die verschieden zahlreich auftreten, die Verzweigung ist an die Basis der Blätter gebunden und solche Blätter mit Achselsprossen finden sich reichlich meist an jedem 3.—5. Stammsegment“ (Falkenberg p. 119).

Polysiphonia fastigiata (Roth) Grev., gute Abbildung bei Harvey III, CCIC (Kützing XIII, 44) ist wegen ihres sehr langsamen Wachstums für die Regenerationsbildungen zB. nicht von Wert gewesen; zeigt fast stets braune Färbung und sehr dunklen Inhalt der Zentralen. Bergen.

Thallus mit 16—30 Perizentralen. Glieder $^1/_2$—$^1/_3$ so lang als der Durchmesser. Ziemlich gleich hoch, wie dichotom verzweigt, Spitzen eingekrümmt (Hauck p. 245).

2. ***Ceramium.*** Einfacher Gliederfaden, der an den Querwänden mehr oder weniger weit die Glieder bedeckende Gürtel von kleinen Rindenzellen trägt. An diesen wenigzellige Stacheln oder Haargebilde. Verzweigung geht vom Gliederfaden aus, gabelig. Zweigspitzen oft zangenartig zusammengekrümmt.

Ceramium strictum (Ktg.) Grev. et Harv., gute Abbildung bei Harvey III, CCCXXXIV (232). Aus Bergen und Neapel.

Rindengürtel so breit wie der Durchmesser, bisweilen angeschwollen, daraus nicht selten ungegliederte, farblose Haare. Verzweigung regelmäßig und gleich hoch. Zweige mehr oder weniger mit seitlichen Adventivästchen besetzt. Die unteren Glieder gewöhnlich 2—7mal, die oberen allmählich 1$^1/_2$mal so lang als breit (Hauck p. 106).

Ceramium ciliatum (Ellis) Ducl., Abbildung Harvey III, CXXXIX. Aus Neapel.

Ähnlich d. vor., aber an den Gürteln mit Wirtel von 3—6-gliedrigen, farblosen Stacheln.

> *Ceramium tenuissimum* (Lyngb.) J. Ag., Abbildung als *C. nodosum* bei Harvey III, 141. Auf *Codium tomentosum* von Neapel.

Sehr kleine Form, sonst ähnlich dem vorigen. Die unteren Glieder 4—6mal länger, die oberen kürzer als der Durchmesser (Hauck p. 104).

Anderweitige morphologische Angaben finden an einzelnen Stellen besser gelegentlich ihren Platz.

Die Behandlung des Materials.

Es sind mannigfache Reize, die jene als habituelle Degeneration zusammengefaßten Wachstumsabweichungen auslösen können (nicht auslösen müssen und nicht allein dabei tätig zu sein brauchen). Wir kennen davon etwa folgende:

1. Jede Art längerer Zimmerkultur, auch bei Vermeidung der bekannten Störungen, wie ungewohnter oder wechselnder Intensitäten des Lichtes und Konzentrationen des Meerwassers, Luftmangel, Temperaturdifferenzen, auch in einzelnen Fällen mit Nachahmung der gewohnten Wasserbewegung (über die Wirkung der Faktoren am Standort vgl. Berthold I, p. 414 ff.).

2. Schneller traten die gleichen Erscheinungen ein in Kulturen, in denen beabsichtigt oder unbeabsichtigt einer der obigen störenden Einflüsse wirkte. Dahin gehören: a) Dunkelkultur, wobei besonders auf Lüftung zu achten war. b) Kultur in zu engem Gefäß, oder von zu viel Material zusammen, wobei mehr der Mangel der Durchlüftung, als der der im Wasser enthaltenen Nährstoffe als wirksamer Faktor anzusehen ist. c) Kultur in möglichst konstanter ungewohnter Temperatur; ohne gleichzeitige Lichtentziehung oder andere Störungen ist hiermit nicht ganz leicht und nicht überall zu experimentieren. In Neapel und Bergen habe ich darauf verzichten müssen. Inzwischen habe ich einen zweckentsprechenden Apparat konstruiert und Versuche mit einigen Siphoneen (bezugnehmend auf Wrights Notiz vgl. p. 467) damit angestellt. Doch kann ich darauf noch nicht eingehen. Ich hoffe das Wachstum der betreffenden Formen noch eingehender bearbeiten zu können. d) Ver-

unreinigung des Wassers (durch absterbende Organismen, Fäkalien, Bakterien, Diatomeen usw.). Die Wirkung ist dabei natürlich eigentlich eine gleiche wie in manchen andern gestörten Kulturen (Luftmangel?). Doch gibt es bekanntlich Formen, die in verunreinigtem Wasser (Häfen, Lagunen) am besten gedeihen, zB. *Polysiphonia variegata*. Inwieweit dort organische Nährstoffe mitspielen können, wage ich nicht zu entscheiden (vgl. im folgenden p. 469).

Die Bedeutung der Wasserbewegung in Algenkulturen als eines noch nicht genügend berücksichtigten (vgl. aber Berthold I, p. 422 ff.) und wohl selten nachgeahmten Faktors (mit der Schüttelmaschine, vgl. Tobler III, p. 534) kann eine vielseitige sein. So wird für zarte Algen einerseits mit der Bewegung ein intensiverer Stoffaustausch (im Wasserwechsel) geboten, anderseits muß aber auch die Konsistenz der Form, ihr Aufbau und Gefüge in engster Abhängigkeit von der Stärke der Wasserbewegung stehen[1]). Diese selbst läßt sich aber in ihrer Wirkung auf das Objekt um so schwerer nachahmen, als sie wiederum am Standorte zB. durch das Gemeinschaftsleben verschiedener Algen modifiziert sein kann. Derartige Gruppenbildung (auch der Epiphytismus) hat sicher auch noch andere Einflüsse auf die Lebensbedingungen der einzelnen Arten.

Was die Wirkung der Temperaturdifferenzen betrifft, so ist sie namentlich im Zusammenhang mit Zerfall oder Ablösung einzelner Äste in der Natur selbst nicht ohne Bedeutung[2]).

Im Sommer gehen zB. im Mittelmeer die Formen der Oberfläche stark zurück. Oft kommt es zum Zerfall des Thallus oder wenigstens zur Ablösung der äußersten Teile. Nach Brandt (p. 114 ff.) steigt im Neapler Golf die in den Monaten Dezember bis April nur um 1—2° schwankende Temperatur der Meeresoberfläche um 10° in der Zeit Mai bis August (Tagesmittel). Die abgerissenen Thallusteile aber können um die gleiche Zeit in andere bei weitem günstigere Temperaturen gelangen. Auf Grund von

1) Nach Henckel (p. 20) tragen die Exemplare von *Chordaria flagelliformis* aus stärker bewegtem Wasser eine Art Hülle von farblosen Haaren, in denen ein Schutz gegen den Wasserstoß liegen soll.

2) So berichtet Wright zB., daß die der vegetativen Vermehrung dienenden (mit Brutknospen vergleichbaren) Äste von *Bryopsis plumosa* nach ihrer mittels Abschnürung vor sich gehenden Loslösung vom Mutterthallus erst bei Sinken der Temperatur auskeimten.



Messungen Semmolas (p. 5) beträgt zB. im August die Temperaturdifferenz zwischen Oberfläche und 20 m Tiefe etwa 6—7° (Oberfläche 26—27°, bei 10 m 21—24°, bei 20 m 18—20° u. s. f.). So ist es möglich, daß wir das üppige Wachstum abgetrennter, in der von Lobianco so benannten Detrituszone (bei 50 m im Neapler Golf, vgl. bei mir III, p. 532) sich ansammelnden Thallusstücke auch mit auf Rechnung der dort herrschenden Temperaturgunst zu setzen haben, wenn es sich um zu gleicher Zeit an ihrem oberflächlichen Standort in Übersommerung gänzlich ruhende Formen handelt.

Weniger Anteil haben Temperaturdifferenzen dagegen wohl an den typisch wiederkehrenden habituellen Abweichungen, die man als Saisonformen bezeichnet. Es gibt eine ganze Anzahl solcher periodisch wechselnden Typen einer Spezies[1]). Leider sind sie noch zu wenig bekannt, woran wohl oft der zu kurze Aufenthalt der Beobachter am Meere Schuld hat. Wahrscheinlich spielen aber für solche Dimorphismen die Beleuchtungsverhältnisse eine wichtigere Rolle als formative Reize. In diesem Sinne spricht sich auch Schimper (p. 831), z. T. fußend auf Angaben Bertholds (II), aus. Doch kommt für gewisse Standorte (nach dem a. O.) auch Änderung des Wellenschlages in den Jahreszeiten hinzu, derart sich komplizierend, daß an frei exponierten Stellen, wo der Wellenschlag im Sommer geringer ist, die Vegetation mancher Arten üppiger wird, als im Frühjahr, obwohl die Beleuchtung zunahm. Für manche perennierende Formen bedeutet allerdings der Beginn des Winters (in den warmtemperierten Meeren aber der heißen Zeit) ein Absterben äußerer Teile, an deren Narben im Frühjahr (resp. Winter) die Ersatzbildung beginnt (vgl. Oltmanns p. 648, zB. *Ptilota serrata*). Vielleicht verhält es sich mit den von Kjellman (p. 126) beschriebenen, kurzen, starren Seitensprossen, die *Chordaria flagelliformis* im Winter auszeichnen, ähnlich.

Den Lichtmangel vertrugen begreiflicherweise viele Formen und zwar gerade die morphologisch höher differenzierten nicht lange. Manche dagegen vermochten Monate hindurch im Lichtabschluß zu vegetieren, ja zeigten auch in der späteren Zeit noch erhebliches Wachstum (*Griffithsia*, *Bornetia*, *Callithamnion*, *Pleono-*

1) zB. haben „Saisonformen" *Stypocaulon*- und *Halopteris*-Spezies, *Chordaria flagelliformis*, vielleicht auch *Ceramium*-Spezies (nach der Behaarung bei Harvey III, CCCXXXIV [232]) und *Polysiphonia violacea* (Falkenberg p. 117); vgl. auch die Anmerkung 2 p. 479.

sporium u. a.)[1]). Es sind das gerade die leichter zerfallenden Formen, deren Teile große Selbständigkeit besitzen. Ich möchte hier daran erinnern, daß ja nach Artari (p. 80) für die niederen grünen Algen die Möglichkeit der Verarbeitung organischer Stoffe ohne Lichtzutritt gegeben scheint. Vielleicht gilt das auch für diese Kulturen, worin sich stets auch Zerfallsprodukte oder tierische Reste fanden.

Kapitel 2.

Beeinflussung des Wachstums unverletzter Objekte.

Ungleichmäßiges Wachstum einzelner Teile.

Es muß bei den sog. Degenerationserscheinungen unterschieden werden, ob es sich um verletzte oder unverletzte Objekte handelt. Nun werden auch größere Thallusstücke, die ich kultivierte, immer an der Basis verletzt sein, so daß scheinbar der Reiz einer solchen Verletzung nie ausgeschlossen sein möchte. Doch vereinfacht sich das dadurch, daß erstens die Mehrzahl der für habituelle Degeneration in Anspruch zu nehmenden Phänomene an den (lebhafter wachsenden) Spitzenteilen der Pflanze sich einstellen, sowie daß auch an Stücken mittlerer Größe (durch Vergleich mit anderen) die Wirkung der Verletzung sich zwar nicht auf die direkt betroffenen Zellen allein, aber doch nur über beschränkte Entfernung hin wirksam erweist. Beispielsweise verhalten sich *Polysiphonia variegata*-Äste von über 3 cm Länge so wie intakte Pflanzen (deren Größe gegen 15 cm beträgt), d. h. die apikalen Teile können die Charaktere der habituellen Degeneration (Adventivsprosse) aufweisen, während die Basis es bei Vernarbung bewenden läßt (s. p. 485). Demnach können wir also wohl die unverletzten Objekte in ihren abweichenden Wachstumserscheinungen als geschlossene Gruppe zusammenfassen. Nun können aber sehr wohl manche Phänomene ebenso gut als Folgen der Verletzung wie unter dem Einfluß anderweitiger Störungen der Lebensbedingungen auftreten (zB. Rhizoidbildungen, Thallusverwachsungen u. a.). Diese anderweitigen Störungen sind aber nicht immer mehr bekannt, während

1) Als Kuriosum sei erwähnt, daß ein Stück von *Griffithsia*, das in Meerwasser und verkorktem Präparatenglas aufbewahrt, mit Alkoholmaterial verpackt wurde und den Weg Neapel—Berlin in ca. 5 Wochen zurücklegte, sich als noch lebend und wachsend erwies.

im Falle der Neubildung an verletzter Stelle oder infolge der Verletzung an anderen Stellen doch eine Ursache sicher feststeht. Schwerlich wird es gerade selbst die auslösende sein für das neue Wachstum und seine Eigenart, immerhin ist aber ein Glied der Kette in der Verletzung gegeben, mag diese nun durch Aufhebung eines hemmenden Druckes oder in Gestalt viel komplizierterer gestörter Lebensprozesse auf die Nachbarzellen und andere wirksam sein.

Da wir aber auch in den Fällen der Degeneration, wo wir in Änderung der Lichtintensität, des Salzgehaltes, der Wasserbewegung u. a. Dinge vorläufig nie sicher behaupten können, die eigenste Ursache, den speziellen formativen Reiz, zu kennen, so bleibt nur übrig, die Fakta selbst zu klassifizieren, statt die verschiedenartigen Erscheinungen nach ihrer Herkunft zusammenzustellen.

Zunächst würde sich hierbei ergeben, daß fast alle Vorgänge von Eigenwachstum der Zelle, die ich registrieren konnte, früher und jetzt und an verschiedensten Objekten eine Produktion von neuen Zellen einleiten. Ein abnormes Größerwerden vorhandener Zellen habe ich an meinen Algen nie beobachten können, ersichtlich junge Zellen von der Spitze ausgenommen. Zum Vergleich für einen solchen Prozeß sei an Haberlandts und Winklers (II) Versuche mit isolierten Zellen höherer Pflanzen (Schwammparenchym, Drüsenhaare) erinnert. Dort wurde ein beträchtliches Wachstum ohne Zellteilung konstatiert. Aus Haberlandts Diskussion der Beobachtungen ergibt sich, daß er geneigt ist, darin eine Fortsetzung früher vorhandenen Wachstums, also Aufhebung eines Hemmungsreizes, zu sehen. Winkler konnte allerdings durch Zusatz von Kobaltsulfat zur Kulturflüssigkeit einige Teilungen erzielen, die eine gewisse elementare Selbständigkeit der Zellen im isolierten Zustande andeuten, wie denn auch bei Haberlandt Drüsenhaare von *Tradescantia* die Fähigkeit der Membranverdickung gegen tote Nachbarzellen aufwiesen, ein Fall, den der Autor als Selbsterhaltungstrieb des Elementarorganismus symbolisiert. Trotz alledem ist dieser Charakter bei jenen Zellen nur in geringem Maße vorhanden. Zellteilung und strukturelle Wandänderung, zwei sich begreiflich nahestehende Fähigkeiten, gehen hier im allgemeinen dem in den Zellverband eingefügten, nicht mehr meristematischen Elemente verloren. Aber jede nachträgliche Entstehung von Meristemen lehrt, daß gewisse Reize imstande sind, die genannten oder verwandten Eigenschaften wieder „anzufachen“.

Wie nun aber bei meinen Versuchsobjekten allgemein der Typus des Elementarorganismus in den Zellen stärker gewahrt bleibt[1]), so ist mit dem Eigenwachstum der Zelle in viel reicherem Maße Zellteilung verbunden: die isolierten Zellen sprossen aus[2]).

Hier ist zugleich der Ort einer Gruppe von Beobachtungen zu gedenken, die, ohne mit Wachstum verknüpft zu sein, Zellteilungen oder nur Stadien davon vorstellen. Es handelt sich dabei um vielkernige Zellen, und deren Teilung ist rücksichtlich der Kernfrage nicht völlig klar. Ich habe darauf speziell seinerzeit kein Augenmerk gerichtet, doch ist es wohl nicht ganz unberechtigt, nach der Verteilung der Plasmamasse auf die hier ja öfter (*Bornetia*, *Griffithsia*, vgl. auch Berthold III, p. 142) im Wandbelag gleichmäßig verteilten Kerne zu schließen.

Es waren bei mir (III, p. 553) völlig frische Objekte, die in einzelnen Zellen erst Plasmabalken und dann bisweilen auch Wände erkennen ließen. Der Hinweis hierauf sollte nur zur Beleuchtung dessen dienen, daß die wesentlichen beobachteten Tatsachen des Eigenwachstums der Zelle durch Wandbildung, meist mit Sprossung, ausgezeichnet sind. Es gibt offenbar für die Gliederzellen der einfachen Ceramiaceen, einer Form wie etwa die mehrfach genannte *Bornetia* (Morphologisches zu diesen Formen siehe in der früheren Arbeit), eine Wachstumsgrenze, wohlbemerkt aber nur für die Zelle, der Organismus hat unbegrenztes Wachstum. Aber diese Grenze, an der vielleicht die ältesten Basalzellen der größeren Pflanze stehen, wird von isolierten Zellen nachträglich selten oder nie erreicht, am ehesten später, wenn sie die Basis eines neuen Thallus geworden sind. Wohl aber treten sie rasch in Sprossung ein. — Zu dem Auftreten von Wänden in Zellen des unverletzten Thallus

1) oder um Gerassimows Ausdruck aus dem gleichen Zusammenhang zu gebrauchen: ihre Zellen sind weniger spezialisiert und haben weniger beschränkte Lebensäußerungen als die von höheren Pflanzen, bei denen die Vitalität der Teile eine herabgesetzte ist (Gerassimow p. 74 f.).

2) Übrigens ist doch bei allen Kulturversuchen isolierter Zellen höherer Pflanzen, zu denen ich auch einen Beitrag später zu geben hoffe, zu bedenken, wie ungleich groß für jene Elemente außer der Isolierung noch die völlige Änderung der Ernährungsweise ist und mitschädigend wirkt. Außerdem sind vielleicht auch darin die leitenden von den assimilierenden Zellen erheblich verschieden, also bei der Übertragung in ein Nährmedium anders prädisponiert usw. Es wäre auch an die neuerdings von Heinricher untersuchte ganz besondere Regenerationskraft kleiner und kleinster Stücke der Blätter von *Drosera* zu erinnern, deren Ernährungsphysiologie gewiß von der anderer Teile höherer Pflanzen differiert (Heinricher p. 21).

wäre noch ergänzend hinzuzufügen, daß in sonst vielleicht noch wachsenden, sich aber nicht sekundär teilenden Achsenzellen mancher Formen *(Pleonosporium, Antithamnion)* unter veränderten Außenbedingungen interkalare Wandbildung reichlich eintrat, die an isolierten Zellen fehlte. Bei der Analyse und Auffassung dieser Erscheinungen ist eine doppelte Ausdrucksweise möglich: Entweder ist die Wandbildung ohne Größenzunahme (Sprossung) eine im Verbande des Organismus gehemmte Fähigkeit jener Zellen, zu deren Auslösung es besonderer Reize bedarf, oder in der Isolierung wird die Summe der Hemmungsreize gleich in solcher Weise vermehrt, daß mit ihr stets auch Wachstum Hand in Hand geht und so die Sprossung zustande kommt.

Das umgekehrte Verhalten, Dimensionsänderung ohne Wandbildung oder auch Formveränderung ohne folgende Abtrennung durch eine Wand (vgl. die hammer- und schnabelförmigen Zellen in Tobler III, Fig. 8, Taf. X) habe ich, wie gesagt, bei den Algen nicht selbst beobachten können. Daß etwaige Fälle mehr sein können als Unica, vor deren Benutzung für allgemeinere Fragen man sich nicht genug hüten kann, lassen zB. Techets Bilder erkennen, wo bei *Chaetomorpha* und *Cladophora* durch Konzentrationsänderungen im Meerwasser verschiedentlich Abrundung, Austreibung und andere Folgen ungleichen Wachstums der Wände erzielt wurden.

Des weiteren wäre hier anzuführen, daß quantitative Wachstumsdifferenzen innerhalb einer Zelle lokalisiert als Reaktion auf äußeren Reiz auftreten können. In dieser Hinsicht ist die Basalzelle der Seitensprosse besonders auffällig. Es ist bekannt, daß ihre Bildungsfähigkeit eine sehr große ist. Sie ist die Trägerin der Achselsprosse, die Produzentin der Berindungshyphen der Mutterachse, die Wachstumsdifferenz ihrer Außenwände gibt die Richtung des Astes zur Achse und den Verzweigungswinkel an. Es ist auch möglich, daß zwischen der Differenz der Wachstumsintensitäten von Ober- und Unterseite und Anlage von neuen Organen irgendwelcher Art an ihr eine bestimmte Beziehung besteht, indem etwa gestörte Spannungsverhältnisse das Wachstum fördern[1]). Die Biegung der Zelle kann hier beträchtlich sein, und es sei an Nolls

1) Wie gestörte Spannungsverhältnisse wirken können, zeigen auch die Experimente Morgans (II, p. 147) an *Tubularia*, wo durch Biegung eines Stammstückes dieses Polypen die Neubildung eines Hydranten beschleunigt und lokalisiert wurde.

Versuche erinnert, wonach an Wurzeln Neuanlage von Wurzelknospen gerade auf den Konvexseiten gekrümmter Strecken erfolgt (Noll I, p. 395).

Bei den Polysiphonien ist normalerweise die Aststellung weder hyponastisch noch epinastisch. Durch einseitig stärkeres Wachstum kann aber ihre Krümmung vom Scheitel ab oder zum Scheitel hin erzielt werden. Der Winkel ist an der normalen Pflanze gewöhnlich ein (nach oben) spitzer, seine Größe beträgt im Durchschnitt[1]) bei *P. violacea* 25—35°, *variegata* 30—40°, *fastigiata* 35—45° und *urceolata* 45°[2]). Indeß weisen zB. die Astenden bei *Polysiphonia fastigiata* an der Basis der letzten (fast dichotom aussehenden) Verzweigungen epinastisches Wachstum auf, während die Spitzen infolge von Hyponastie wieder zangenartig zusammengekrümmt sind.

Diese Epinastie der Spitzen nahm in der Dunkelkultur stets zu. Das gilt auch für die älteren Äste der *Polysiphonia urceolata*, deren Habitus das Merkmal sonst meist vermissen läßt. Auch Falkenberg gibt an, daß die letzten unverzweigten Seitenäste mit sehr kurzen Segmenten bisweilen hakenartig gekrümmt sind[3]). Für die Änderung des habituellen Aussehens kommt es bei dieser einseitigen Wachstumssteigerung darauf an, ob sie über die ganze Länge des Astes oder an welchen Teilen sie wirkt. Deutlich verfolgte ich die Erscheinung über das äußere Drittel der Äste, als Folge mehrtägiger Dunkelkultur, fand es auch stets an dem Aquarienmaterial an vielen Spitzen. Die Perizentralen der Oberseite zeigen ihr stärkeres Wachstum nicht selten auch durch sekundäre Querwandbildung an (Fig. 1, Taf. XII). Die neuen Zellen sind dabei von Keilform, indem die Wände senkrecht zur Krümmungslinie angelegt werden.

---

1) Vgl. dazu zB. die Abbildungen bei Harvey III, 155, 167, 209, 299.

2) Nordhausen (p. 405) nimmt an, daß der Verzweigungswinkel (bei *Cladophora*) an einem Individuum verschieden groß sei und zwar nach der Basis zunehmend. Es finde nach bestimmter Gesetzmäßigkeit stete Veränderung statt. Diese ist von in dem Wesen der Pflanze begründeten Wachstumsvorgängen (vor allem dem Dickenwachstum) abhängig. Für Adventivsprosse vermutet er ein abweichendes Verhalten und schließt sie von seinen Messungen aus (p. 389). Für meine Objekte ist in obigen Daten ein Mittel genommen, ich glaube nicht, daß normalerweise für sie ähnliches wie für *Chladophora* gilt. Jedenfalls sind die beobachteten Abweichungen erheblichere.

3) Falkenberg p. 152. Daher auch der alte Name einer Form: *Grammita uncinata* Bonnem. Auch bei Harvey III, 157, ist in Figur 2 ein solcher Ast abgebildet, sonst weist aber die Pflanze auf jener Tafel mehrfach (namentlich basal) hyponastische Richtung der Äste auf.



Außerdem kommt aber die Ungleichmäßigkeit des Wachstums an den Basalzellen des Astes (und oft nur da) zur Geltung. Hier macht sie sich aber natürlicherweise für die Richtungsänderung des Astes viel mehr bemerkbar. Die Intensität kann sich einseitig so steigern, daß die andere Seite förmlich eingeknickt erscheint. In Dunkelkultur zeigte *Polysiphonia urceolata* nach wenigen Tagen ausgesprochen hyponastisches Wachstum. Die Folge war an der Oberseite des Astes eine beträchtliche Einbuchtung im Basalgliede, während die Unterseite an ihren Perizentralen nicht selten sekundäre Teilung aufwies (Fig. 2, Taf. XII). Schon vom folgenden, zweiten Gliede an trat aber die Hyponastie zurück, um schließlich sogar einer Epinastie (Einrollung nach außen) an den Spitzen Platz zu machen.

Adventivsprosse.

Die in der Kultur sich findende Wachstumssteigerung zeigt sich vor allem auch in der Produktion von Adventivsprossen. Ihre Verteilung und Stellung war bei dem Polysiphonien unregelmäßig. Es wurden nicht etwa Zwischenräume der vorhandenen Blattstellung ausgefüllt. Bei *Antithamnion* dagegen habe ich zB. (III, p. 545 f.) gezeigt, daß in Fällen abnorm gesteigerten Wachstums die abwechselnde Fiederung des Gliederfadens znnächst durch Adventivsprosse in paarig gefiederte und diese unter Umständen in quirlige übergehen kann. Es schien sich mir damals daraus zu ergeben, daß die größere Zahl von Anlagepunkten potentiell auch da vorhanden sind, wo die Sprosse nur abwechselnd gefiedert stehen.

Die Adventivsprosse der Rhodomelaceen können endogen oder exogen sein. Die endogenen entstehen aus den Zentralen, die damit also auf besondere Reize hin ihren Charakter als Dauerzellen wieder verlieren können. Sie sind auch bei *Polysiphonia* häufig (Falkenberg p. 74). Exogene kommen nur da vor, wo über den Perizentralen noch ein Rinden-(Hyphen-)Gewebe liegt. Dessen Zellen (Tochterzellen der Perizentralen) tragen bisweilen Adventivsprosse und auch normalerweise solche von haarähnlicher Ausbildung *(Dasya)*. Die Zellen dieses Rindengewebes waren übrigens bei *Dasya* isoliert lebensfähig (Tobler I, p. 364). Die Haaräste sind gegliederte und auch verzweigte, chromatophorenlose Zellreihen und kommen nur derart als Anhangsgebilde (exogener Art) vor an Formen mit Gewebedifferenz: zB. auch *Polysiphonia violacea* und den Ceramiaceen mit dem Rindengürtel *(Ceramium strictum)*. Diese

Gebilde sind sehr hinfällig und deshalb fehlen sie (anfangs wenigstens) stets den in Kultur übertragenen Formen, unter Umständen treten sie aber später üppig neben abnormen Wachstumserscheinungen wieder auf. Daß sie derart in ihrer Erscheinung von den Vegetationsbedingungen sich abhängig erweisen, stimmt gut damit überein, daß sie augenscheinlich zur Habituscharakteristik gewisser Saisonformen gehören (s. p. 468) [1]), auch ein trennendes Merkmal zwischen „Innen" und „Außen" an einem größeren Thallus bilden können. Die dichtere (Adventiv-)Sproßbildung begann bei den üblichen Zimmerkulturen nach 2 Wochen deutlich hervorzutreten (*Polysiphonia)*, in verdunkelten Kulturen schon nach 8 Tagen. Auch *Ceramium* ließ deutlich viele Adventivsprosse erkennen. Hier ist das Wachstum oft ein so viel langsameres, daß an hellen Kulturen keinerlei Veränderung des Habitus zu erreichen war, in verdunkelten war das aber nach 6 Wochen der Fall. Hierzu ist noch zu erwähnen, daß ich die (endogenen) Adventivsprosse, deren sekundäres Auftreten oft noch deutlich genug war, auch an Material von ungünstigen Standorten (zB. Eingang einer Höhle, Pflänzchen im Innern größerer Algenballen u. a. m.) beobachten konnte, so daß für sie ähnliches gilt wie für die zarteren oben erwähnten exogenen Gebilde. Solches Material hatte ich von verschiedenen *Ceramium*, *Polysiphonia*, auch von *Plocamium coccineum*, *Dictyota dichotoma* u. a. größeren Formen, die ihr langsames Wachstum für Experimente unbrauchbar machte.

Die Adventiväste finden sich häufiger an den älteren Teilen der Pflanzen zuerst. Falkenberg (p. 115) führt auch für normale Exemplare von *Polysiphonia violacea* an, daß an der Basis später viel Adventiväste auftreten. Sonst bemerkte ich auch häufig, daß sporenbildende Exemplare eher solche Erscheinungen zeigen als andere (ähnlich Falkenberg (p. 119) für *Polysiphonia variegata)*.

Nun kann auch statt nach oder (wie in einigen Fällen) vor der Bildung solcher Sprosse eine Wachstumssteigerung (vor allem Längenwachstum) schon vorhandener Seitenglieder ohne Ver-

---

1) Für *Ceramium strictum* sagt Harvey zB. (Text zu CCCXXXIV [232]): „. . . at other times every node of the upper branches and ramuli is densely clothed with long, flexible hairs, which appears to be the same pubescence (flaumartiges Haarkleid) that Kützing describes. . . . nothing could be more inconstant, branches from the same tuff differing in the degree of hairiness and specimens of the same locality, and identical in all other characters, being some hairy, some perfectly smooth . . . such hairs are by no means restricted to this species but occur on C. rubrum and probably on most other species." Vgl. auch Henckel für *Chordaria* in Anm. auf p. 7.

zweigung stattfinden. Diese wurden außerordentlich lang. Die schon vorher an der Spitze angelegten Seitenglieder wurden so durch die Streckung ohne Neuanlage oft weit von der Achse entfernt (ähnlich etiolierten Trieben, vgl. Tobler III, p. 547). Das gilt zB. für *Polysiphonia urceolata* in 2—3 wöchentlicher Kultur. Hervorzuheben ist, daß diese Teile ihren Charakter als Sprosse behalten, nicht etwa den von Rhizoiden annehmen.

Rhizoiden.

Die Rhizoiden sind bei Algen nicht genügend differenziert, um in vielen Fällen den Charakter eines Organs in dieser Richtung ohne weiteres festlegen zu können. Doch vermag man, aufsteigend von den morphologisch niedriger stehenden Gruppen zu höheren, darin einen Fortschritt zu bemerken. Da an höheren Pflanzen bei Ersatzbildungen ohne Widerspruch die Natur eines Ersatzproduktes, ob Wurzel oder Sproß, über die Frage nach der Polarität Auskunft zu geben pflegt, muß versucht werden, in wieweit der Charakter von Rhizoid und Sproß bei den Algen gleiche Verwertung oder gleichen Gegensatz in sich trägt.

Schwer oder unmöglich ist das zB. für die Chlorophyceen. Borges ausführliche Arbeit geht auf die Definition nicht ein und befaßt sich nur mit zweifellosen Rhizoidbildungen. Die geringe Ausbildung des Charakters bezeugen aber nicht nur undeutliche Übergangsgebilde[1]), sondern gerade auch die sekundäre Umbildung eines Organs. So möchte ich auch den Vorgang bei *Oedocladium* auffassen, wo Stahl den Übergang von Sproß zu Rhizoid und umgekehrt als leicht bezeichnet. Mit der gleichen Erscheinung könnten wir es auch bei *Stigeoclonium variabile* zu tun haben; dort treten bei langer Kultur massenhaft verzweigte, vielzellige Rhizoiden auf, die indeß das Aussehen von modifizierten Ästen haben (Fritsch p. 375).

Als Charaktere der Rhizoiden würden im Vergleich mit Sprossen die schmächtigere Gestalt, der Mangel des Farbstoffs und meist der Querwände, öfter auch gewundene Gestalt oder Verbreiterung (bei Anheftung) zu nennen sein. Ihre Funktion ist meist das Anheften, daneben aber ist an ihre Bedeutung für die Berindung (der

1) also etwa dünne, langgestreckte, aber assimilierende Zellen; lange schlauchartige Gebilde sind wohl ihrer möglichen Funktion wegen (Anheftung) meist Rhizoiden, doch gibt es auch typische kurzzellige, zB. bei den Sphacelarien.

(Ceramiaceen zB.) zu denken. Das Vermögen der Anheftung bewährt sich wie in dem Verwachsen untereinander, das ich nicht selten in Kulturen *(Polysiphonia,* Ceramiaceen) sah, auch wo sie als Berindungshyphen auftreten und normalerweise sich fest dem Mutterthallus ansetzen. Diese Berindung kann zB. bei *Callithamnion corymbosum* im Typus vorgesehen sein, oder aber auch, wie ich früher zeigte (III. p. 558), bei verwandten Arten als Anomalon auftreten. Dann findet die Anheftung an der mütterlichen Achse zwar lange nicht so ausgeprägt statt, doch neigen jene Organe augenfällig zu Verwachsungen mit anderen Thallusteilen.

Da den Rhizoiden der Algen jede ernährungsphysiologische Bedeutung abgehen dürfte[1]), so fehlt ihnen auch das den echten Wurzeln eigne Verhalten zum Licht. Wenn nun trotzdem als Reaktion auf mangelnde Beleuchtung nicht selten Rhizoidproduktion einsetzt, so müssen wir daneben halten, daß sich die Bildung gleichartiger Adventivorgane auch unter andern sich vom Normalen in irgend einer Richtung entfernenden Veränderungen der Kulturbedingungen einzustellen pflegt. Man könnte die Rhizoiden bei den Algen geradezu als Sprosse zweiten Ranges bezeichnen. Daß eine geringere Zahl von wirkenden Faktoren, eine einfachere Konstellation, ihre Bildung veranlaßt, wäre auch daraus zu entnehmen, daß viele weiterwachsende Zerfallsprodukte, auch manche Keimlinge in der Kultur (zB. von Siphoneen) gar nicht oder spät über dies fadenartige an Rhizoiden erinnernde Stadium hinauskommen[2]). Alle in unseren Kulturen befindlichen Objekte neigen von vornherein mehr zu Rhizoidbildungen (so äußern sich auch Berthold, II p. 569 und Winkler, I p. 450), ganz abgesehen von spezifischen Reizen wie Kontakt. Daß dieser der am leichtesten zu praezisierende Reiz für ihre Anlage ist, ist bei der Funktion der Organe klar. Am deutlichsten fand ich es bei verschiedenen Objekten bestätigt, die ich auf einer äußerst gleichmäßigen Schicht feinsten Sandes kultivierte, statt einfach dem glatten Boden aufliegend. Es bedarf also gewisser Reizpunkte für die Anlegung. So entstanden aus seitlich aufliegenden Ästen geradezu dorsiventrale Typen (vgl. p. 479).

1) Beachtenswert ist in diesem Zusammenhange und vielleicht wichtig für die Charakteristik dieser Organe, daß nach Kuckuck bei einer liegenden Form von *Polysiphonia atrorubescens* die Wurzelschläuche offenbar Säure zur Lösung des Substrates ausscheiden sollen (Kuckuck p. 253).

2) Auch aus Forest Healds Regenerationsversuchen an Moosen scheint mir eine derartige Stufenfolge sich zu ergeben. Am leichtesten werden Rhizoiden, dann Protonema usw. gebildet.

Da wir nun bei den Algen einmal überhaupt Übergangsformen zwischen Rhizoid und Sproß, sowie Umbildungsvorgänge kennen, so müßten wir jedem nicht seiner Entstehung nach verfolgten Gebilde mißtrauisch gegenüberstehen, wo wir es für Entscheidung der Polarität in Anspruch nehmen wollten. Doch kommt uns dafür noch der Ursprungsort des Organs zu Hilfe. Es ist nicht zu verkennen, in vielen Fällen kommt die inhärente Polarität (Verticibasalität) auch darin zum Ausdruck, daß die Anlageorte der Neubildungen polar entschieden sind. Vorausgesetzt, daß die neuen Anlagen an einer Achsenzelle an Querschnittsgröße nur etwa ein Viertel des Längsschnittes der Mutterzellen betragen, läßt sich da, wo es sich um Rhizoiden handelt, stets die Anlage am untern Zellende, die von Sprossen dagegen am oberen beobachten, mit solcher Konstanz, daß umgekehrt wieder aus dem Anlageort anf den Charakter des Gebildes geschlossen werden kann. Und wenn wir diese Beziehung beachten, so ergibt sich für den Durchschnitt der verticibasalen Formen meiner Untersuchungen:

1. An den Zellen im Verbande des Organismus ist die Polarität darin ausgeprägt, daß die bei gewissen Veränderungen der Außenbedingungen entstehenden Adventivbildungen mit rhizoidartigem Charakter aus dem unteren Zellende hervorgehen. Erst wenn ihre Zahl an einer Mutterzelle wächst, findet sich auch die Anlage an höherer Stelle.

2. An der Gesamtheit der Pflanze beginnt, unter den eben genannten Umständen, die Rhizoidenproduktion zuerst an der Basis und steigt allmählich herauf. Dies gilt namentlich auch von der Berindung durch Hyphen aus den Basalzellen der Äste, die immer an den ältesten (tiefsten) Ästen zuerst auftritt. — Auch bei den *Ceramium*-Formen (zB. *tenuissimum)* konnte ich bemerken, daß hier, wo die adventiven Rhizoiden nur aus den Gürteln sprossen, die Bildung zuerst an dem der Basis des Thallus zunächst belegenen Rindengürtel erfolgte und von da sich aufwärts fortpflanzte. Ebenso erwähnt Bitter (p. 269), daß bei *Padina Pavonia* Schnittstücke vom Basalende mehr rhizoidartige Fadensprossungen bilden als solche vom Rande. Somit würde sich im Anschluß an Nolls Vergleich der Polarität mit induziertem Magnetismus sehr wohl sagen lassen, daß hier am unzerfallenen Organismus die Polarität der Gesamtheit sich aus der der Teile aufbaue. Im Anschluß wäre noch des Falles der Dorsiventralität zu gedenken. Die oben (p. 477) erwähnte Kultur auf Sand konnte bei liegenden Ästen zu besonders

reicher Rhizoidbildung führen (Fig. 19, Taf. XIII, *Polysiphonia*). Die ältesten seitlich hervorbrechenden Gebilde standen stets an der Basis der Perizentralen, später ward ihre Produktion aber so reich, daß die gesamten Zellwände der aufliegenden Seite des Astes in Neuanlagen von Rhizoidcharakter aufgingen. Hier wurde nun offenbar eine transversale Polarität (Dorsiventralität) wie in der Gattung *Herposiphonia* zustande gebracht, denn alle Äste sproßten oberseitig. Und doch besteht gerade hinsichtlich der Polarität ein wichtiger Unterschied zwischen *Herposiphonia* selbst und den ebenerwähnten, dorsiventralen *Polysiphonia*-Typen. Die Haftorgane der ersteren (Falkenberg p. 304) nehmen ihren Ursprung aus dem vorderen Ende der Glieder, das wäre bei radiärem Bau aus dem oberen. Vielleicht könnte man annehmen, daß es umgewandelte Sprosse seien. Für *Herposiphonia* spricht sich Falkenberg (p. 83) selbst dahin aus, daß erst die feste Auflage den dorsiventralen Bau (hier aber schon erblich) gezeitigt habe. Von *Polys. nigrescens* berichtet der Autor (p. 129), daß an niederliegenden Ästen Rhizoiden mit Haftscheiben aus dem unteren Zellende sprossen [1]).

Kapitel 3.

Zerfall, Trennung und Regeneration.

Daß Trennungserscheinungen von Thallusteilen bei Algen und darauffolgende Wachstumsphänomene eine Rolle spielen können, ist schon mehrfach bekannt [2]). Das Abwerfen von Ästen und Astteilen scheint in der Tat häufig genug zu sein. Die Teilstücke sind damit

---

1) Derartige *repens*-Typen finden sich von vielen Florideen. *Callithamnion repens* ist bei Lyngbye (Taf. 40*c*) ein *Spermothamnion roseolum* (Ag.) Pringsh., das dorsiventral geworden ist. Auf dem Bilde sind durchweg die Rhizoiden an den gleichen Zellenden und entgegengesetzt den Sprossen angegeben. Ebenfalls bei „*Call. repens*“ bildet Kützing (XI, 69) eine Zelle mit ab, wo das Rhizoid am andern Ende steht, als man nach den Nachbarn erwarten sollte, dort fehlt aber auch der Sproß am andern Ende. Überhaupt ist sein Exemplar viel unansehnlicher, als Lyngbyes, dessen Figuren sonst keineswegs schematisiert erscheinen. Solche Beispiele ließen sich vermehren (Zanardini u. a., auch Kuckuck [p. 254] für *Antithamnion* [s. Anm. 1 p. 477]).

2) zB. bemerkt Harvey (II, 293) für *Polysiphonia elongata*: „In winter the tipes of the branches and ramuli of the first year fall away, leaving a stunted and broken frond, very unsightly and often distorted. . . . early in spring new growth commences; the broken branches put forth vigorous shoots, ending in broad pencils of crimson ramuli,

aber keineswegs immer dem Untergang geweiht (s. p. 468), sondern es kann auch ein Zerfall in eine Anzahl wenigstens zum Teil fortlebende Elemente (sogar Einzelzellen) oder (bei größern Stücken) ein Analogon der Brutknospenbildung vorliegen. Falkenberg nennt für die Rhodomelaceen ein solches Vorkommen nur für *Melanothamnus* (p. 109). Doch habe ich folgende im Aussehen an jene zweifelhaften Brutknospen erinnernde Gebilde beobachtet: Dunkelkulturen von *Polysiphonia urceolata* zeigten zB. eine bedeutende Anzahl von an der Basis auf weniger als die Hälfte ihres Umfanges verdünnten Adventivästen (Fig. 3, Taf. XII). Solche basal verjüngten Äste sind sonst für diese Form mir nicht bekannt geworden. Die untersten 2 Stockwerke des Astes bleiben außerordentlich klein (auch an Länge erreichen sie kaum die Hälfte des dritten oder der folgenden). Solche Äste sah ich sehr häufig abgeworfen und weiterwachsend, ihre geringere Querschnittsgröße ermöglicht das Abfallen natürlich leichter. Auch bei *Polysiphonia fastigiata* trat an vielen Ästen in Höhe des dritten oder vierten Gliedes Abschnürung und Loslösung ein. Als Rest blieb ein vernarbender Stummel an der Achse sitzen. Das Wachstum dieser Form ist aber gering. *Polysiphonia variegata* endlich habe ich völlig zerfallen sehen, derart, wie ich es früher für *Dasya* (I) beschrieben. Eine größere Zahl der Perizentralen, gemeinsam noch in den Gallertresten der Achsen enthalten, und so noch deren Form undeutlich anzeigend, hatten an ihren Enden nach vorangegangener Streckung sich in kleinere Zellen geteilt und stellten nun wenn auch nur lose zusammenhängende Zellfäden vor.

Auch für alle diese Neubildungen gilt aber, wie für die eigentlichen Regenerationen, das Alter als wichtiges Moment für die Wachstumspotenz eines Stückes.

Damit kommen wir zum wichtigsten Teile, den Regenerationserscheinungen. An sie schließt sich unmittelbar das Kapitel über die Polarität, und zu diesem wieder ist aus dem Abschnitte über Rhizoiden verschiedenes nachzusehen. Doch schien eine andre Gruppierung und Voranstellung des folgenden Abschnittes nicht tunlich.

Pfeffer (p. 204) unterscheidet zwischen Reproduktion und Re-

---

which in a short time cloth the whole upper part of the frond. . . . similar changes from winter to summer occur in many other Algae, as Rhodomela subfusca, Desmarestia aculeata a. s. o." Auch Falkenberg (p. 121) erwähnt für *Polysiphonia opaca* ein Aussprossen aus der Blattnarbe.

generation. Die erstere ist in der Form der verschiedensten Adventivbildungen nach Verletzung eine gerade im Pflanzenreiche verbreitete Erscheinung. Das ist auch der Grund, aus dem die mannigfachen, auch ohne Verletzung sich einstellenden Adventivbildungen aller Art so eng mit den Effekten der Verletzung zusammenhängen. Die echte Regeneration fehlt aber keineswegs, und es gibt Fälle, wo sie neben der Reproduktion auftritt. Das dann entstehende gegenseitige Verhältnis beider hat Pfeffer (a. a. O.) dahin bezeichnet, daß die reproduktive Ersatztätigkeit vielfach den Vorrang hat und korrelativ eine Hemmung auf die Regeneration ausübt[1]).

Auch an den Polysiphonien habe ich beiderlei Tätigkeit kennen gelernt. Es ist wieder hervorzuheben, daß wir es bei diesen Rhodomelaceen nicht mehr mit gleichwertigen Zellelementen zu tun haben. Die Thallusstränge, ob Hauptachsen, Sprosse oder Blätter[2]), sind polysiphone Gliederfäden. Jedes Glied, einem Stockwerke vergleichbar, zeigt auf dem Querschnitte eine Zentrale und eine Anzahl Perizentralen. Die gleiche Länge beider Arten von Siphonen bedingt die Gliederung. Man sieht die Perizentralen jetzt als gestauchte Wirteläste an auf Grund ihrer Entstehung, die aus einer Mutterzelle sukzessive erfolgt und schließlich als deren Rest die Zentrale übrigläßt (vgl. Oltmanns p. 601, nach Falkenberg).

Aus den Perizentralen gehen nun erstens, typisch für bestimmte Formen, durch Längs- und Querwandbildung an der Außenseite Rindenelemente oder durch Abtrennung kleiner zu Fäden auswachsender Zellen am basalen Ende sog. Berindungshyphen hervor. Zweitens kommt es aber bei einzelnen Formen auch zu interner Hyphenbildung, d. h. die Perizentralen können an älteren Stämmen zu fadenartigen Gebilden auswachsen, die im Innern, zwischen den Zellen kriechend, wachsen (*Polysiphonia elongata* und *Brodiaei*, Falkenberg p. 127, auch Abbildung Tafel 21, 8).

Desgleichen ist auch bekannt, daß die Perizentralen den rhizoidartigen Organen, die der Anheftung der Pflanzen dienen, wohl ausschließlich den Ursprung geben (Oltmanns, p. 644 u. a. andern O.). Und zwar kommen je nach den Vegetationsverhältnissen solche Rhizoidbildungen aus den Perizentralen nicht nur an der Basis der Pflanze vor, erwähnt doch auch Hauck (p. 220f.) für *Polysiphonia*

1) Als Beleg genannt bei Pfeffer (p. 208) „einige vorläufige Versuche".

2) Die Unterscheidung der beiden letzteren ist für die Sache ohne Belang. Ich werde, wo es sich um den Gegensatz zu „Rhizoiden" handelt, für beide Organe zusammen von „Sprossen" reden.

deusta (Roth) J. Ag.: „Wurzelfäden nicht selten an den Zweigen aller Ordnungen zerstreut entspringend", eine Beobachtung, die übrigens unter Umständen ebenso gut für jede andere Spezies gelten kann.

Demgegenüber ist die Wachstumskraft der Zentralen nicht so bedeutend und mannigfach, was auch ihre Lage mitbedingen mag. Sie dienen ausschließlich der Anlage der (endogenen) Sprosse von gleicher Organisation, d. h. polysiphonem Charakter (im Gegensatz zu Rhizoiden).

Im gleichen Sinne ist nun das Verhalten bei Verletzungen verschieden. Solche Verletzungen pflegen sich bei der zarten Beschaffenheit des Pflänzchens über den ganzen Querschnitt zu erstrecken, also Zentrale und Perizentralen gleichmäßig zu treffen.

Als Folge der Spitzenverletzung finden wir schon bei Falkenberg (p. 74 u. Abbildung Tafel I, 16) angegeben[1]), daß die Spitze abgebrochener Äste regeneriert werden kann. Ganz in der Art, wie sonst an scheinbar ruhenden Zellen mitten auf einem älteren Sprosse endogene Adventivsprosse auf irgend einen störenden Außenreiz hin angelegt werden können, wird auch hier durch Auswachsen der zentralen Siphonen und Abteilung von Perizentralen eine neue Astspitze von typischer Form gebildet. Die basalen Teile des Regenerates wachsen ungehindert und nehmen so lange an Größe zu, bis sie in ihrem unteren Teile auf die abschließenden Querwände der letzten unverwundeten Perizentralen stoßen (die verwundeten sind zugrunde gegangen, ihre Membranreste fallen ab). So sind in späteren Stadien solche Regenerate kaum mehr zu erkennen.

Dies ist der gewöhnliche Fall. Ich stehe nicht an, ihn als echte Regeneration (im Sinne Pfeffers) zu bezeichnen und den nicht allzu zahlreichen Fällen solcher im Pflanzenreiche an die Seite zu stellen.

Ich habe nun zunächst das Zustandekommen dieser Regeneration experimentell in mannigfacher Weise geprüft und habe hinsichtlich des Verhaltens der beiderlei Zellen folgendes gefunden: Meistens sind die Perizentralen an den Objekten, die eben eine Verlängerung, ein Herauswachsen der Spitze des Mittelsiphons auf-

1) Auch Massart tut der Polysiphonien Erwähnung und hebt hervor, daß der neue Vegetationspunkt nur aus der Mitte hervorgehe (p. 12). Im Gegensatz dazu steht bei ihm *Ceramium*, wo, wie hier gleich vorweggenommen sei, die Rindenzellen neue Sprosse bilden können (das sind seltene Adventiväste, s. p. 489).

weisen, deutlich vernarbt, d. h. ihre Wand an der durch die Verwundung bloßgelegten Seite verdickt (Fig. 4, Taf. XII). Bisweilen wurde das äußerste Ende jener Perizentralen auch durch eine Querwand abgeschieden[1]) (Fig. 5, Taf. XII). Es wäre denkbar, daß hier nach der heftigen Verletzung der gefährdete Endteil abgeschieden worden wäre, wie ich es früher (II, p. 297) an *Bornetia* beschrieb. In der Tat fand später bisweilen ein Absterben solcher Endzellen statt (Fig. 6, Taf. XII). Es ist bemerkenswert, daß hier an der Spitze die Perizentralen fast nie zu Rhizoiden auswachsen, wenn Regeneration der Spitze aus dem Mittelsiphon eintrat. Dies gilt auch für den Fall, daß lokal die Disposition zu Rhizoidproduktion offenbar gegeben ist. Denn ich fand bei längerer Kultur öfter die untersten Perizentralen des Regenerates zu Rhizoiden ausgesproßt, wo solche den Perizentralen des alten Thallus fehlten (Fig. 7, Taf. XII). Doch muß auf jeden Fall auch noch an die bestehenden Altersunterschiede zwischen den alten Perizentralen und denen des jungen Regenerates gedacht werden als an einen Grund für die verschiedene Empfänglichkeit des Thallus für Kontaktreiz (dessen Vorhandensein auch aus dem verbreiterten Rhizoid unten erhellt).

Offenbar handelt es sich bei dieser Empfänglichkeit um die Stärke des fraglichen Reizes. Die alten Perizentralen bedürfen eines stärkeren Kontaktreizes als die eben genannten jüngeren Elemente. Denn in der Kultur auf Sand (vgl. p. 477), trat die Rhizoidenbildung auch hier hervor (Fig. 8, Taf. XII).

Etwas anders gestalten sich die Wachstumsphänomene nach der Verletzung nun, wenn, wie ich es unter der großen Zahl meiner Objekte mehrfach fand, einige der Perizentralen des verwundeten Gliedes erhalten bleiben. Stellen wir uns vor, daß die seitlich auftreffende Verletzung zB. nur 2 Perizentralen und die Zentrale getroffen habe. Auch dann wird infolge des geringen Zusammenhanges der Teile das äußere Stück des Astes sich bald nach dem Absterben der 3 Zellen loslösen, und so können die unverletzten Perizentralen des betreffenden Gliedes an dem nun dazu gewordenen Sproßende hervorragend erhalten bleiben. Dann kommen folgende Bildungen zutage: 1. Die Perizentralen des ersten unverletzten Gliedes vernarbten, d. h. erhielten stark verdickte Wand. Die

1) In jenen kleinen Endzellen einen vernarbenden Rest der verletzten Perizentralen selbst zu sehen, ist nach der Dicke der Wände und vor allem wegen der gleichmäßigen Länge der Stockwerke nicht möglich.

herausragenden bildeten aber an ihren Enden in verschiedenen Ebenen neue kleine Zellen, die einen formlosen Klumpen vorstellten. Von einer Annäherung an eine Scheitelbildung war an diesem Produkte nichts zu sehen[1]). Dieses Verhalten habe ich bei der lebhaft wachsenden *Polysiphonia violacea* mehrmals gefunden (Fig. 9, Taf. XII), doch auch beobachtet, daß an solchen Objekten die Bildung des Scheitels aus dem Mittelsiphon langsamer ging.— 2. Sodann fand ich den in Fig. 10, Taf. XII abgebildeten regenerierten Scheitel mit einem Paar erhalten gebliebener Perizentralen. An diesen war ein Übergang zum normalen Sproß mit Scheitel zu erkennen (Scheitel in der Figur nicht mehr mitgezeichnet). Der letztere war aber kein Regenerat aus den Perizentralen. Denn der Sproß saß ihnen seitlich an und stammte zum mindesten aus dort gebliebenen Resten des Zentralfadens, wenn er überhaupt Regenerat war. Daß auch bei weniger erheblichem Ausfall von Zellen eines Gliedes dieselbe Bildung und nicht etwa (wie bei einfachen Gliederfäden, vgl. Tobler I, p. 363 ff.) nur Ergänzung der Lücken eintritt, lehrt die von *Polysiphonia urceolata* genommene Fig. 11, Taf. XII, wo an der geringen Verletzungsstelle ein neuer Sproß hervortritt, als Bildung der Zentralen (vielleicht wird ein eingetretenes ungleiches Wachstum der Perizentralen in der auffälligen Krümmung der einen Zelle angedeutet?).

Nun haben wir bisher lediglich die Regeneration am oberen Pol der Achse in Betracht gezogen. Der abgerissene Sproß aber, für den wir an der Wundstelle sich den Ersatz bilden sahen, oder die nahe ihrer Basis losgerissene Pflanze sind damit nicht dem Untergang verfallen, sondern wachsen weiter und sind wohl imstande, wieder zu normalen (festsitzenden) Individuen zu werden. Hierfür tritt vor allem die Rhizoidbildung auf Kontaktreiz in Tätigkeit. Und an basalen Teilen sogar schneller und stärker (vgl. p. 478 ff.). Außerdem aber wirkt der Wundreiz (um der Kürze wegen dies so zu

1) Doch erinnere ich an die Zellklumpen als Neubildungen beim Zerfall von *Dasya* (aber aus einzelnen Zellen!), aus denen als einer Art Prothallus später ein normaler Sproß hervorkam, wie ich früher beschrieb (I, p. 362). Dazu wäre noch anzuführen, daß mit fortschreitender Differenzierung der Organismen eine reichere Zellteilung der Neuanlage vorangehen zu müssen scheint. So auch Wiesner (p. 99): „Der Teilbarkeit der höheren Pflanzen ist dadurch eine Grenze gesetzt, daß in den Zellen der zur ungeschlechtlichen Vermehrung dienenden Organe zu wenig Keimplasma enthalten ist, als daß sie direkt die Anlage einer neuen Pflanze zu bilden vermögen, es muß erst durch einen gewöhnlich infolge von Verletzungen eingeleiteten Zellteilungsprozeß so viel Keimplasma geschaffen werden, als zur Anlage neuer Individuen erforderlich ist."

bezeichnen), genau so wie bei den verletzten Spitzen, wachstumsanregend. Nur ist das Produkt nicht identisch mit dem vorhin geschilderten, und das beruht auf dem differenten Verhalten von Perizentralen und Zentralen.

Für die Perizentralen wurde schon oben erwähnt, daß sie die Fähigkeit der Rhizoidenproduktion auch ohne Verletzung besitzen. Doch tritt sie bei der Verletzung basaler Enden besonders lebhaft hervor. Doch entfaltet die zentrale Zellreihe ebenfalls häufig lebhafte Regenerationstätigkeit. Doch unterblieb an einzelnen Objekten das Auswachsen an der Basis fast ganz, die Zellen vernarbten und zeigten ihre Form unverändert. Diese seltenen Fälle kann ich nicht mit völliger Klarheit übersehen. Einmal war es ein außerordentlich kleines Bruchstück, nur aus zwei Stockwerken der Sproßachse bestehend, das an seinem einen Ende einen Scheitelsproß aus dem Mittelsiphon hervortreten ließ *(Polysiphonia urceolata)*. Die Perizentralen (an Zahl 8) waren alle unverändert, an der Basis ebenfalls vernarbt, nicht sehr inhaltreich, und es lag der Gedanke nahe, daß sich hier mit dem Regenerat die Kraft des kleinen Bruchstückes erschöft habe. Sodann zeigten aber auch Thallusstücke von mehr als 12 Gliedern am basalen Ende kein Wachstum, während unter Umständen das apikale bereits einen Sproßscheitel regeneriert hatte. Doch wird auf die Größenverhältnisse der Teilstücke noch einzugehen sein (vgl. p. 487).

Da im Gegensatz zu den Vorgängen am oberen Pol bei den basalen Neubildungen unter Umständen alle Zellen beteiligt sind, so werden die Vorgänge komplizierter, indem sich beide Arten von Ersatzbildungen (aus Perizentralen und Zentralen) beeinflussen. Daraus erklärt es sich, daß bald die eine, bald die andere herrschend auftritt. Zudem sind gleichzeitig an denselben Objekten die Adventivbildungen mannigfach, schon deshalb, weil diese Objekte, durch ihre Loslösung am basalen Ende verwundet, frei schwimmen oder sich in unnatürlicher Lage am Substrate anliegend finden, kurz in besonders ungünstigen Vegetationsverhältnissen sind. So erfolgt die für die Anheftung und Weiterentwicklung besonders bedeutsame Rhizoidbildung hier sehr lebhaft auch weiter ab von der verletzten Stelle, im allgemeinen von der Basis an aufsteigend, aus den Perizentralen.

Weitaus in den meisten Fällen waren an abgeschnittenen Basalenden kurze Zeit nach der Verletzung die äußersten unverletzten Glieder in regem Wachstum begriffen. Und zwar gingen

die Perizentralen darin voran. Sie pflegten sich zu strecken und ohne Querwandbildung in die Länge zu wachsen (Fig. 12, Taf. XIII, nach 2 Tagen, *P. urceolata*). Verletzte Basalenden von *P. violacea* konnten nach 2—3 Tagen bereits doppelte Länge ihrer Perizentralen aufweisen. Diese wuchsen aber nicht gemeinsam aus, sondern infolge ihrer etwas verjüngten Gestalt standen sie an dem freien Ende etwas auseinander (pinselartig), bogen auch wohl von der Achsenrichtung ein wenig seitlich ab. Daß für den weiteren Verlauf dieser Bildungen ganz besonders äußere Verhältnisse (Wasserbewegung, Kontakt) maßgebend sind, ist sicher. Form, schließlich erreichte Größe und Dauer sind bei ihnen demnach keiner festen Norm unterworfen. Die Disposition der Perizentralen aber, solche Rhizoiden anzulegen, kehrt stets wieder im Falle der basalen Verletzung. Als spezielle variierende Vorgänge, die sich später an ihnen wahrnehmen lassen, seien Haftscheibenbildung, Verbreiterung und mannigfache Krümmungen erwähnt, alles besonderen Bedingungen unterworfene Modifikationen.

Auf die Produktion von solchen Rhizoiden am Basalende als Produkten der Perizentralen kann die Ersatzbildung sich beschränken. In welchen Fällen, davon wird später noch die Rede sein. Hier sei meine Objekte betreffend noch erwähnt, daß gerade *Polysiphonia variegata* infolge ihres langsamen Wachstums fast nur Rhizoiden am Basalende zeigte, öfter auch ausschließlich Vernarbung und sehr dicke Wandbildungen, andere Neubildung aber nie erkennen ließ (Fig. 13, Taf. XIII). Alle Rhizoiden stammen aus Perizentralen. Bei den andern Arten begann aber oft genug auch die Endzelle der Mittelzellreihe am Basalende nach der Verletzung ein reges Wachstum einzuleiten. Und immer, wo solches geschah, kam es zur Bildung eines Sproßscheitels. Der Vorgang erwies sich also dann dem oben geschilderten am apikalen Ende analog.

Demnach können wir hier die Neubildung nicht als echte Regeneration bezeichnen, denn die Neubildung schafft kein dem verlorenen gleiches Gebilde, sondern es liegt Adventivsprossung vor. Deren Art und Richtung lassen aber die Vertizibasalität vermissen (hierzu das folgende Kapitel). In der Entstehungsweise liegt gegenüber der an dem oberen Sproßteile darin ein Unterschied, daß dort nach der Verletzung die Regeneration aus dem Mittelsiphon viel schneller eintrat als hier. Bei etwa 8 Tage alten Teilstücken in Kultur konnten apikale Regenerationen aus dem Mittelsiphon schon

die doppelte Länge gegenüber den Gebilden am basalen Ende erreicht haben. Doch kann das nur eine als Mittel aus verschiedenen Fällen gezogene Behauptung bleiben, weil, wie noch gezeigt werden wird, Alter und Größe der regenerierenden Teile im Einzelfalle von Einfluß auf Schnelligkeit und Stärke der Neubildung sind, außerdem aber auch, weil eine korrelative Beziehung zwischen den Produkten von Perizentralen und Zentralen vorkommt.

Wenn nämlich einige Perizentralen schon ausgewachsen waren, als die basale Sproßbildung einsetzte, so ließ die Folge erkennen, daß bei kräftigem Wachstum des Mittelsprosses die Rhizoiden ihr Wachstum verlangsamten; und daß umgekehrt meist der Mittelsproß um so langsamer wuchs, je ausgiebigere Rhizoidbildung die Perizentralen eingeleitet hatten (vgl. Fig. 14 u. 15, Taf. XIII). Das Extrem bilden Fälle, wo aus den letzteren zB. ein umfangreiches, mit großer Scheibe an kurzem Stiel versehenes Haftorgan entstanden war (Fig. 18, Taf. XIII). Dann kam Neubildung aus dem Mittelsiphon gar nicht mehr vor. Oder ebenso extrem der Fall, wo (aber nur selten) das Produkt des Mittelsiphons ziemlich üppig gedieh, und die Perizentralen bei seinem Entstehen ihr ohnedies schwaches Wachstum eingestellt hatten (Fig. 16, Taf. XIII). Gerade diese nicht häufigen Vorkommnisse, die ich als Grenzfälle darstellen möchte, zeigen, daß für das quantitative Verhältnis der zweierlei basalen Neubildungen die äußeren Reize (vor allem der Kontakt resp. die Lage in der Kultur oder Dunkelheit) von Bedeutung sind, und daß im Falle besonders intensiven Reizes und dementsprechender Rhizoidproduktion aus den Perizentralen die Sproßbildung aus der Mitte zurücktrat oder ganz unterblieb. So sei noch erwähnt, daß ich in verdunkelter Kultur von *Polysiphonia urceolata* auch nach fast zwei Wochen noch keine andern Bilder als Fig. 17, Taf. XIII erhalten hatte: Sproßbildung fehlte ganz. So wäre für die Art der Gesamterscheinung am basal verletzten Ende in erster Linie das Verhalten der Perizentralen entscheidend. Außerdem ist aber ihrerseits die Sproßbildung an jener Stelle in ihrer Wachstumsintensität noch von andern Faktoren beeinflußt. Einen solchen nehme ich wohl mit Recht im Alter der Achsenglieder resp. in der Größe des Zellkomplexes oder Teilstückes an (die letzten beiden Eigenschaften sind identisch, denn je länger abgerissene oder abgeschnittene Aste sind, desto ältere Zellen haben sie an der Basis). Mit Rücksicht auf den Einfluß von Alter usw. hat sich nun ergeben:

1. Jüngere Glieder (oder kleinere Sproßstücke) lassen am Basalende aus den Perizentralen nur Rhizoidbildung erkennen.

2. Größere Stücke (oder kleinere, die nur aus einigen älteren Gliedern bestehen) erhalten fast stets einen polaritätslosen Adventivsproß aus dem Mittelsiphon.

In der Rhizoidbildung am Basalende ist echte Regeneration zu sehen, die namentlich da, wo sie typisch mit Haftfunktion auftritt, für die verletzte Pflanze von größter ökologischer Bedeutung ist. In der Neubildung aus dem Mittelsiphon dagegen erblicken wir nur die endogene Adventivsproßbildung auf den Wundreiz hin. Anders am apikalen Ende. Dort liegt in der üblichen Bildung, wie sie aus der Zentralen hervorgeht, echte Regeneration, in dem (seltenen) Produkt der Perizentralen eine Adventivbildung vor. Die echte Regeneration, d. h. die das Verlorene unmittelbar ersetzende Bildung, überwiegt am Scheitel (Sproßbildung) und nimmt auch am basalen Ende die (vor allem zeitlich) erste Stelle ein (Rhizoiden). Insofern als damit den Bedürfnissen des Organismus am besten entsprochen wird, kommt der von Pfeffer betonte, ökologische Gesichtspunkte dabei zur Geltung (a. a. O. p. 208), aber hier ist im Gegensatze zu höhern Pflanzen (wie a. a. O. ausgesprochen) die Regeneration der zweckmäßigere Bildungsvorgang. Tatsächlich kann ein durch Rhizoidenproduktion an der verletzten Basis wieder angeheftetes oder durch Scheitelregeneration wieder zu normaler Sproßbildung befähigtes Pflänzchen viel leichter den habituellen Normaltypus wieder erlangen (geringe Abweichung in Form der Dorsiventralität möglich) als ein mit zwei invers gestellten Scheiteln an der Achse oder mit Haftorganen am Scheitel ausgestattetes Individuum.

Es wäre noch darauf aufmerksam zu machen, daß sich *Polysiphonia urceolata* und *violacea*, die das Hauptmaterial lieferten, mit Rücksicht auf die eben geschilderten Wachstumsvorgänge nicht ganz gleich verhalten. *P. urceolata* wies an den verletzten Basalenden relativ häufiger nur Produktion von Rhizoiden oder nur von Sprossen aus den Zentralen auf, relativ seltener beides gleichzeitig. *P. violacea* dagegen zeigte relativ häufiger beiderlei Wachstum und namentlich im allgemeinen mehr polaritätslose Sprosse am Basalende. Die Erklärung dieses verschiedenen Verhaltens dürfte möglicherweise in der verschiedenen Wachstumsintensität liegen. *P. violacea* wächst im ganzen intensiver, auch am normalen Orga-

nismus ist die Produktion von neuen Elementen lebhafter als bei *urceolata*. Die Beobachtungszeiten waren in den Versuchen annähernd gleiche, d. h. vor allem war ihnen für beide Objekte die gleiche Grenze gesetzt in der Dauer der Untersuchungen. Folglich konnten die Resultate an den beiden Arten nicht völlig identische sein. Für die Rhizoiden sei noch bemerkt, daß ihr Wachstum stets ein rascheres ist als das der Sprosse, was beim Verhältnis beider Bildungen zueinander und in Abhängigkeit vom Moment ihres Einsetzens nicht außer acht gelassen werden darf.

Einige Beobachtungen an *Ceramium* schließen sich an die Polysiphonien leicht an. Der morphologische Charakter, der die Wahl des Objektes bestimmte, ist dem der benutzten Rhodomelaceen in gewissem Sinne parallel (vgl. p. 465). Aus den die Trennungsstellen des einfachen Gliederfadens maskierenden Rindengürteln entstehen unter Umständen (exogen) Anhangsgebilde (Haare, Dornen), Adventiväste[1]) (nach Cramer, bei Oltmanns p. 491) oder endlich auch Rhizoiden. Die Verzweigungen aber sind solche des Fadens selbst: die eigentlichen Sprosse endogener Natur.

Die starren Sprosse von *Ceramium strictum* sind leicht der Verletzung ausgesetzt und treten ebenso leicht in Ersatzbildungen ein. Diese können eine völlige Regeneration vorstellen: der Zentalfaden wächst aus, und seine Glieder erhalten neue Rindengürtel. Auch hier erfolgt noch Dickenwachstum, dennoch aber bleibt viel mehr als bei *Polysiphonia* die regenerierte Spitze als solche kenntlich, weil an der letzten alten Gliederzelle noch später der Rindengürtel abgehoben erscheint, außerdem noch sehr stark proliferiert (Fig. 20, Taf. XIII). Hierbei sind auch die Fälle mit einzubegreifen, in denen durch Absterben von einzelnen oder einigen Gliederzellen (ohne sichtbare Membranverletzung und ohne späteres Durchreißen) eine Diskontinuität im Gliederfaden eintrat (Fig. 21, Taf. XIII), ähnlich den früher von mir an andern Objekten beschriebenen Fällen (III p. 567). Auch hier konnte durch Neubildung völlige Ausfüllung des Hohlraums der abgestorbenen Zelle zustande kommen; bald nach dem Auftreffen des auswachsenden Fadens auf die Querwand der unteren unverletzten Zelle trat Dickerwerden des Fadens und so allmähliche Annäherung an die Konturen der alten Zelle ein. Die Querwandbildung im Verlaufe des Regene-

1) Vgl. auch Massart in Anm. zu p. 482.

rates brauchte nicht immer der des abgestorbenen Teiles zu entsprechen. Es trat vielmehr die Querwandbildung etwa nach der gleichen Zeit wie an einem freiwachsenden jungen Teile auf. Doch ist noch zu beachten, daß an den Stellen solcher Diskontinuität stets die Neubildung aus dem oberen Ende (also basalwärts) vor sich ging. Da auch, im Falle es sich um eine abgestorbene Knotenzelle (Tragzelle der Verzweigung) handelte, die Bildungsstelle die gleiche war, so kam es zu Doppelbildung beim Ersatz des verlorenen Achsengliedes (Fig. 22, Taf. XIV). Die Querwandbildung spricht für den wirklichen Ersatz, nicht etwa vorliegende Rhizoidbildung aus den Basalenden. Es ist somit ein ähnliches Bild, wie bei den in ein altes Rhizoid hineinsprossenden Doppelbildungen von *Marchantia*-Rhizoiden (Kny-Böttger p. 4). Auf irgend einen (nicht einmal wie dort angegeben, im Absterben der alten Zelle liegenden) Reiz hin tritt die Ersatzsprossung ein. Da der Reiz aber auf mehrere Zellen gleichzeitig wirkt, so kann es zur Doppelbildung kommen.

Betrachten wir nun die freigewordenen Basalenden von *Ceramium*. Dabei haben wir zu unterscheiden zwischen den Bildungen, die aus dem Zentralfaden hervorgehen, und denen aus dem untersten Rindengürtel. Hier sind im Gegensatz zu *Polysiphonia* die Rindenzellen wohl nur ausnahmsweise mit verletzt, denn die Durchtrennung des Thallus findet am leichtesten an den (schmaleren) Stellen statt, wo der Gliederfaden freiliegt. Die Produkte der Rindenzellen sind also noch ausgesprochener Adventivbildungen.

Die Produkte des Gliederfadens selbst sind nun nicht immer gleiche. Die basalen Haftorgane von *Ceramium* gehen primär aus dem Faden hervor oder, richtiger gesagt, am Keimling aus gleicher Mutterzelle (Oltmanns p. 638). Alle sekundären Haftorgane aber sind Abkömmlinge der später aus dem Gliederfaden gebildeten Rindenzellen (Fig. 23 u. 24, Taf. XIV). In einem seltenen Fall habe ich auch bei *Ceramium* am Basalende echte Regeneration, d. h. Rhizoidbildung aus dem Gliederfaden, gefunden (Fig. 25, Taf. XV). Doch schien hier auch im übrigen die Rhizoidproduktion sehr stark, demnach vielleicht intensiverer Reiz vorzuliegen. Das Stämmchen von *C. ciliatum* wies schon nach 8 Tagen ein mehrfach gebogenes, reichlich um die Länge eines Gliedes ohne Querwandbildung ausgewachsenes Stück des Zentralfadens auf; gleichzeitig waren aus den zwei letzten seiner unverletzten Zellen, sowie aus dem Rindengürtel einige lange Rhizoiden entstanden.

Etwas häufiger beobachtete ich eine richtige Vernarbung der verletzten Fadenzelle. Etwa die Hälfte der betroffenen war noch lebend und durch eine Querwand von der Wundstelle abgetrennt (Fig. 26, Taf. XIV). Diese Wand steht wohl anfangs senkrecht zur Längsrichtung, später (mit Absterben und Ablösung der andern Zellhäfte) wird sie kuppelförmig abgerundet. Eine Verwechslung mit den Prolifikationen ist anfangs deshalb nicht möglich, da deren Querdurchmesser an der Spitze von vornherein geringer zu sein pflegt.

Gleichzeitig mit der Vernarbung kann aber Adventivbildung eintreten (Fig. 27, Taf. XIV). Daß dabei der Wundreiz eine Rolle spielt, kann man wohl mit Recht daraus folgern, daß die Bildungen zuerst und am zahlreichsten aus dem untersten Rindengürtel, erst von da aufsteigend auch an andern einsetzen. Diese Bildungen sind in vielen Fällen dünne Haaräste, ihrer vielen Querwände wegen wohl kaum als Rhizoiden zu bezeichnen. Sie erschienen schlaff abwärtshängend nach 3—4 Tagen schon in Zahl von 4—6 am untersten, 3—4 am zweiten Gürtel u. s. f. und wiesen bereits mehr als die Länge eines Gliedes der Achse und etwa ein halbes Dutzend Zellen auf. Sowohl die Vernarbung, als auch die Produktion dieser Gebilde habe ich nur an Objekten aus Dunkelkultur gesehen (Fig. 27, Taf. XIV). In den meisten Fällen aber wuchs auch bei dem verletzten Basalende der Gliederfaden nach unten weiter, bildete Querwände an der anfangs stark verjüngten Prolifikation und gliederte schließlich auch neue Rindenzellen zur Gürtelform ab. So entstand am basalen Ende ein (polaritätsloses) Produkt von Form einer normalen Sproßspitze (Fig. 28, 29, Taf. XIV). Dazu starke Adventivbildung zeigt Fig. 30, Taf. XIV.

Was bei *Ceramium* noch die Größe der regenerierenden Teilstücke angeht, so waren die vernarbenden sehr große Äste, mittelgroße (12—20 Glieder) die zur Sproßspitze auswachsenden Stücke. Der zarte Bau der Alge läßt kleinere Stücke wohl nicht zu. Ein Grund für die Lückenhaftigkeit der Beobachtungen liegt in der geringen Haltbarkeit der Alge und ihrer Teile in den Kulturen.

Kapitel 4.

Die Polarität.

Hinsichtlich der Polarität besteht ein Unterschied zwischen höhern und niederen Organismen. Er beruht offenbar auf der Gewebedifferenzierung und geht Hand in Hand mit der gesteigerten

Arbeitsteilung in der Pflanze. Gerade die Algen bieten nun verschiedene Stufen hiervon, *Spirogyra* zB. dürfte keine bestimmte Polarität besitzen, ebenso wie andere Formen, die sowohl frei schwimmend als auch bei Anheftung mit Rhizoidenproduktion scheinbar mit Vertizibasalität versehen vorkommen (vgl. Pfeffer p. 189). Die Möglichkeit völliger Umkehrung eines so beschaffenen Organismus haben Nolls und Winklers Versuche an *Bryopsis* gezeigt. Winkler verzichtet schließlich auf die Annahme inhärenter und erblicher Polarität bei seinem Objekte: die beiden Achsenenden, die durch Lichtwirkung oder Lichtmangel beliebig zu Sproß- oder Wurzelbildung veranlaßt werden konnten, wuchsen eben von Anfang an unter ungleichen Beleuchtungsintensitäten, und schon an der Zygote waren diese für die Keimung maßgebend (l. c. p. 465). Außerdem wird die apikale Schnittfläche einer so äußerlich polar gewordenen Pflanze sich nach Winkler eher der Lichtquelle zuwenden, und dadurch wieder eine Differenz schaffen (also ist die Sproßachse doch innerhalb einer Generation polar, freilich nicht erblich). Die seltenen als Heteromorphosen anzusehenden Vorkommnisse bei höhern Pflanzen (Zitate bei Winkler) wären wohl nicht nur durch Änderungen der Richtung äußerer Reize veranlaßt, sondern vielleicht auch die Folge komplizierter innerer Korrelationen. Übrigens vermutet W. ein ähnliches Verhalten wie für *Bryopsis* auch bei andern marinen Algen *(Callithamnion)*. Wir würden nun die Resultate unserer Beobachtungen daneben zu stellen und einige Punkte dabei zu diskutieren haben.

An *Callithamnion* und noch verwandten Formen hatte ich frühere Versuche angestellt (III). Hinsichtlich der Polarität kam ich zu folgendem Resultat (l. c. p. 577): „Die Zahl der Zellen ist maßgebend für die Art der Reproduktion. Und zwar tritt an größeren Komplexen die Polarität auffallend zurück." Bei der *Bornetia* ließen sich äußerst leicht Zellen isolieren und selbst dann ließ sich an ihrer Form oben und unten erkennen. Und alle isolierten Zellen sproßten am oberen Ende zu einem Gliederfaden, am unteren zu Rhizoiden aus. Sie lagen in der Kultur am Boden einer Glasschale, die Kontaktwirkung war also keineswegs auf die basalen Enden beschränkt. Zellkomplexe dagegen von 4 und mehr Zellen wiesen stets Sprosse von der gleichen Form wie am oberen auch am basalen Ende auf. Nun war an diesen Objekten die Rhizoidenproduktion überhaupt spärlich, und man könnte einwenden, daß in allen Kulturen eine relativ hohe Lichtintensität für *Bornetia*

geboten sei (Berthold I p. 519 gibt als Standortstiefe 10 m an). Aber ich habe auch in den sich lange haltenden Dunkelkulturen und weniger belichteten keine stärkere Rhizoidbildung bekommen. Wohl aber ergab eine Kultur auf sandartigem Substrat statt des Glasbodens der andern eine relativ üppige Rhizoidenproduktion. Soweit *Bornetia*. Für die *Callithamnion* u. a. dürfte die Frage noch schwieriger zu lösen sein, da dort wieder der Charakter der Rhizoiden als solcher undeutlicher wird (vgl. p. 477ff). *Bornetia* steht gerade auf der Grenze.

Alles dies erhält aber bei den Polysiphonien ein anderes Aussehen, wo die Gewebedifferenzierung beginnt. Die Perizentralen sind frühzeitig von den Zentralen abgegliedert und bewahren sozusagen nur das Vermögen, Organe zweiten Grades zu bilden, echte Sprosse gehen, auch bei den häufigen nachträglichen Bildungen am unverletzten Organismus, in der Regel nur aus dem Mittelsiphon hervor. Daneben ist aber festzuhalten (s. Abschnitt „Rhizoiden"), daß, je ausgesprochener der Charakter der Rhizoiden ist, desto mehr ihr Ursprung auf das basale Ende der Zellen beschränkt bleibt. So ergibt sich das polar-differenzierte Verhalten des verletzten Sprosses am apikalen Ende als eine Polarität der Teile.

Die spezifische Neubildung der Perizentralen pflegt am unteren Ende zu erfolgen, die der Zentralen am oberen. Wird also der Sproß am oberen Ende verletzt, werden die Zellen am apikalen Ende frei und so erfolgt die Regeneration aus dem Mittelsiphon. Für dies Regenerat sind also die Bedingungen dann so günstig, daß es schnell wächst, schon so also bald den Vorrang vor den Perizentralen haben würde. Sobald dabei dann das Dickenwachstum des Regenerates und der oft bis zur Unkenntlichkeit der Verletzung führende Anschluß an die alten Perizentralen erfolgt, wird deren Lage im Thallus wieder die frühere, und damit werden wohl auch die Reize zum Eigenwachstum wieder unterdrückt.

Am basal frei gewordenen Achsenende dagegen äußert sich die polare Differenz der Perizentralen leicht und früh in Rhizoidbildung. Nun tritt aber häufig außerdem noch Sproßscheitelbildung am basalen Ende aus den Zentralen ein. Sie erfolgt indessen später (langsamer) als am apikalen Ende. In den meisten Fällen geht (ohne besonders anzunehmende Kontaktwirkung) die Rhizoidbildung am basalen Ende voraus. Die zur Rhizoidbildung (sagen wir —) disponierten Basalenden der Perizentralen nehmen bei Freiwerden das Eigenwachstum auf, so wie umgekehrt am apikalen

Ende die Zentralen es taten. Nun besteht aber zwischen beiden Fällen die wesentliche Differenz, daß am oberen Ende der Achse das Regenerat der Zentralen, vermöge seines Dickenwachstums und seiner Anlehnung an den Rest des Thallus, das spätere Auswachsen der Perizentralen an der frei gewordenen Endfläche auch wohl erschweren würde. Am untern Ende dagegen, wo das Produkt der Perizentralen den Vorrang hat, wird dem Mittelsiphon bei den schlaffen und dünnen Formen der Rhizoiden die Möglichkeit zum Auswachsen nicht genommen. Nur dann, wenn durch besonders kurze aber kräftige Entwicklung der Rhizoiden (Fig. 18, Taf. XIII), Haftscheibenbildung an kurzem Stiel, sozusagen Stauchung eintritt, unterbleibt die Scheitelbildung aus dem Mittelsiphon. Jene gleichfalls vereinzelten Fälle, wo völlige Vernarbung an der Basis und nicht einmal Rhizoidbildung eintrat, sind solche, wo die restierende Zellmasse des alten Thallus sehr klein war. So hatte ich mehrfach ein oder zwei Glieder der Achse von *Polysiphonia urceolata* oder *violacea*, also fünf und zehn Zellen in Kultur, und diese beschränkten sich auf Sproßregeneration an dem (hier aus den Zellformen kenntlichen) oberen Ende (vgl. p. 484).

In zweiter Linie ist nun die Lage des Teilstückes von *Polysiphonia* in der Kultur maßgebend für die Weiterentwicklung der Produkte der verletzten Basis. Je nachdem nämlich der Kontaktreiz die Rhizoidentwicklung fördert, oder durch freiere Lage das Produkt des Mittelsiphons in der Entwicklung begünstigt wird, entsteht eine Konkurrenz beider Bildungen, die leicht sich rein mechanisch äußern kann, und der eine oder andere Teil wird in der Entwicklung zurückbleiben. So muß natürlich später die Polarität noch deutlicher werden oder sich äußerlich ganz verlieren. In gleichem Sinne ist auch dem Alter der Zellkomplexe und ihrer Herkunft vom Gesamtthallus Rechnung zu tragen. Jene Objekte, die lediglich Sproßbildung am basalen Ende zeigten, sind stets ältere Teile der Individuen, was an der Zellgröße oder Art der Äste auch an kleineren Stücken zu erkennen ist. Wir könnten nun annehmen, daß den Perizentralen im Alter die Wachstumsfähigkeit abgeht, und so die Zentrale die Oberhand bei der Reaktion auf den Wundreiz gewinnt. Tatsächlich weisen ja aber basale Teile gerade an alten Exemplaren adventive Rhizoidsprossung aus den Perizentralen, auch Rindenbildung, auf. Ich nehme vielmehr an, daß nicht sowohl die (natürlich lediglich für Rhizoidbildung vorhandene) Wachstumsfähigkeit nachgelassen hat, sondern daß viel-

mehr die Anlagestelle nicht mehr so ausgesprochen ist, und dadurch die Polarität der einzelnen Zelle schwächer wurde. Damit vereint sich gut, daß unter Umständen die Perizentralen auch im Alter seitlich häufig aussprossen, dann aber eher die Anlage an einer andern Stelle als unmittelbar an der Basis ausbilden. Ebenso wäre mit dieser Annahme für den gewöhnlichen Fall des Auswachsens beider Elemente am basalen Ende (wie bei den jüngeren Teilstücken meistens) in der ausgesprocheneren polaren Differenzierung der Zellen beider Art ein von dem Produkt der Zentralen zu überwindendes Hindernis gegeben, und damit dort das spätere Auftreten des Sprosses erklärt.

In meiner Darstellung wäre die Vertizibasalität also für die Neubildungen ein Organisationsfaktor gleich Wachstumsintensität oder a. m. oder auch (den Ausdruck mit aller Vorsicht gebraucht) eine gestaltend mitwirkende Kraft, die je nach der Stärke ihres Auftretens auch von andern Organisationsfaktoren überwunden werden kann. Nun enthält aber die Entstehung eines neuen Sprosses am basalen Ende auch in sich eine neue polare Differenzierung, indem an dieser Neubildung beispielsweise alle Seitentriebe unter spitzem, nach dem Scheitel offnen Winkel angelegt werden. Ebenso wenig ist es verwunderlich, wenn etwa hieran auftretende Rhizoidsprosse sich am unteren Zellende (im Sinne des neuen Sprosses) finden. Des weiteren aber halte ich es für möglich, daß von diesem neuen Sprosse ein polar differenzierender Einfluß ausgeht, der bei nachträglichen Adventivbildungen an den äußersten Basalteilen der alten Achse als Organisationsfaktor mitwirkt. Ich fand einige Male an diesen Teilen, nachdem der unter ihnen aus der Basis hervorgetretene Sproß schon beträchtliche Größe erreicht hatte, Adventivästchen, die in ihrer Richtung dem neuen polaritätslos aufgetretenen Sproßende zugekehrt waren (Fig. 32, Taf. XIV). Es sind das Objekte, an denen sonst die Äste ihre typischen Verzweigungswinkel besaßen, nicht etwa sonst durch Lichtverhältnisse beeinflußte Abweichungen. Fig. 32 z. B. zeigt rechts den Adventivast (für seine Form vgl. p. 480) am (im Bilde) unteren Zellende angelegt, d. i. für den neuen Scheitel das obere Ende[1]). Für spätere Richtung der Äste mögen ja natürlich die Lichtwirkungen (Berthold II p. 608) maßgebend wirken, so zeigten Objekte aus Dunkelkultur oft sehr wirre Astrichtung. Jener Einfluß des neuen

1) Der linke, tiefer stehende Ast ist natürlich ein sehr viel älterer.

Sprosses äußert sich aber natürlich nur über ein gewisses Stück, dessen Grenzen ich indes nicht konstant feststellen konnte. Auch hier mögen andere Korrelationen (Alter, Größe der Zellen und des Komplexes) mitsprechen. Doch beobachtete ich zB. in etwas weiterer Entfernung einen rechtwinklig abstehenden Ast, diesen dann der Gliedmitte ansitzend, den ich geneigt sein könnte als Grenze des Reizfeldes zu betrachten. In einem Fall fanden sich an benachbarten Zellen (Perizentralen, ob die Mitte aus den Zentralen stammend?) je ein Adventivtrieb, der einen und der andern „Polarität" entsprechend. Sie saßen also zu beiden Seiten der Gliedgrenze den Nachbargliedern an und bildeten jeder mit der Achse einen spitzen Winkel (Fig. 31, Taf. XIV).

Diese Beobachtungen könnten von Wert sein für die Vorstellung einer sekundär induzierten Polarität an einem Organismus und erscheinen, verglichen mit den planmäßigeren Beobachtungen an *Bryopsis* (Winkler), gar nicht so auffallend. Die sekundär induzierte Polarität stände im Gegensatz zur erblichen und träte mit ihr in Konkurrenz. Das Vorkommen solcher Fälle wäre ganz erklärlich als Übergang von der unter Umständen eingetretenen (Schein-)Polarität *(Bryopsis)* zu der üblichen der höhern Pflanzen. Doch wage ich auf meine ohne überlegtes Experiment gemachten Beobachtungen selbst nicht den Nachdruck zu legen, den ihre Verwertung im obigen Sinne erfordern würde.

Es sei hier anschließend noch Bezug genommen auf Morgans Ansichten über „Organische Polarität", wenngleich dieselben natürlich auf andrer Untersuchungsbasis stehen (Morgan III). Ich stimme diesem Autor darin vollkommen zu, daß man sich stets zu bestreben hat, soviel wie möglich andere Reize zur Erklärung jener als Ausdruck von Polarität geltenden Phänomene bei der Regeneration aufzufinden. Doch braucht man auch weder (wie auch Morgan es nicht tut) auf die Theorie von in bestimmter Richtung beförderten Stoffen[1]) zurückzugreifen, noch (wie es Winkler für *Bryopsis* tut)

1) Noll sagt nicht viel anders (II, p. 321): „Die Bedeutung der die Gestaltbildung beeinflussenden Substanzen wird aber sofort auf das ihnen zukommende bescheidene Maß zurücktreten bei der Überlegung, daß sie in dem Organismus doch jederzeit nur als auslösende Reize und nicht selbstherrlich und aus sich heraus bestimmend zur Geltung kommen, und daß das, was als ihre Wirkung erscheint, nichts anderes ist als die Wirkung des gesamten Dominantensystems, das so eingerichtet war, der betreffenden Substanz selbst den Charakter einer sich organisch einfügenden Dominante zu verleihen und seine Konstellation dadurch so umzuschalten, daß dies oder jenes Lebensgetriebe in andere Bahnen gelenkt wird."

lediglich die äußere Ernährung für das Zustandekommen polarer Differenzen heranzuziehen. Es liegt mir ferne an einen „stereometrischen“ Einfluß der alten Teile auf die Neubildung denken zu wollen, aber auf eine sekundär aus der ehemaligen Lage der Teile im ganzen zurückgehende Differenzierung und einen unter Umständen daraus resultierenden Reiz zur Entwicklung in bestimmter Richtung wird man wenigstens als auf eine Art Symbolik vorläufig noch nicht verzichten können.

Schlußbetrachtungen.

Allgemein ist eine Wachstumssteigerung die Folge der Störung der äußern Bedingungen, wie überhaupt jeder Art von Kultur. Dies gilt ebenso von den Objekten, die sich in der Kultur einige Wochen halten, wie von denen, die sie Monate hindurch vertragen. Bei den letzteren war öfter im weiteren Verlaufe ein Nachlassen der Neuproduktion am Thallus zu erkennen (so verhalten sich zB. auch Fucaceen u. a. größere Formen, *Plocamium*, *Dictyota* usw.) diejenigen Arten, die sich solchen Störungen längere Zeit gewachsen erweisen, müssen sich ja offenbar den veränderten Ernährungsbedingungen (s. Kapitel 1, Abschnitt 2) anzupassen vermögen. Inwieweit schon die reiche Bildung neuer Thallusteile (vielleicht als Oberflächenvergrößerung?) hiermit in Zusammenhang steht, will ich dahin gestellt sein lassen. Ebenso nahe liegt es aber sicher auch anzunehmen, daß der Wechsel der Verhältnisse selbst als Reiz für die gestaltende Tätigkeit am Thallus gewirkt habe. Dies würde auch erklären können, daß nach einiger Zeit der Wechsel als solcher nicht mehr als Reiz wirkt, und eine Anpassung in dieser Hinsicht erfolgt sei. Es mag also wohl sein, daß auch bei unsern Objekten, die ja bisweilen gerade große Selbständigkeit der Teile erkennen lassen, eine Regulation in obigem Verhalten zu sehen ist. Bemerkenswert erscheint daneben, daß bei Verletzungen eine anfängliche Wachstumssteigerung auch Versuche der Zoologen ergeben (Gast und Godlewski). An großen Stämmen von *Pennaria Cavolinii* trat erst, wenn alle Hydranthen abgeschnitten wurden, reiche Regeneration ein. Die regenerierten Polypen degenerierten aber schnell, die Zerfallprodukte wurden in den Stamm aufgenommen und die Dimensionen des ganzen Tieres regulativ verkleinert. Es liegt also in der Tat nur ein vorübergehender Reiz vor, dessen Produkte dann im Dienste der Regulation bald wieder eingingen. Intensiver treten nun bei unsern Objekten korrelative Beziehungen

darin zutage, daß Art und Größe des Teilstückes oder des verletzten Organismus für die Neubildung mitbestimmend sind.

Für die Objekte der frühern Untersuchung (III. p. 577) hatte ich angegeben, daß das Reproduktionsvermögen an Stärke der Zellzahl umgekehrt proportional sei. In gewissen Grenzen erweist sich dies Gesetz auch bei den komplizierten Typen gültig. Zunächst ist statt „Zellzahl" „Gliederzahl" zu setzen, indem hier ein (im Querschnitt sich als mehrzellig darstellendes) Stockwerk einer Zelle des einfachen Gliederfadens der früheren Formen entspricht. Sodann gilt das Gesetz nur bis zu einer bestimmten Gliederzahl (etwa 12 bei *Polysiphonia).* Alle größeren Achsenstücke erweisen sich zum Teil gerade so lebensfähig genug, um ohne Neubidung auskommen zu können. Sehr große Komplexe (mehr als etwa 10 Glieder) wieder zeigen sich in ihren Teilen so unabhängig voneinander, daß verletzte Enden selbständig Neubildungen einleiten.

Auch daß sich die Zahl der Zellen maßgebend für die Art des Regenerates erweist, daß vor allem isolierte Zellen stets nach der Vertizibasalität des Thallus, Komplexe dagegen je größer desto eher ohne diese auswachsen, ist ein Charakteristikum der einfacheren Formen, wie in der ersten Arbeit. Dort wäre die Polarität der Teile die primäre, und eine aus ihnen resultierende Polarität des Organismus sekundär nur unvollkommen iuduziert. Bei den komplizierter gebauten Formen dagegen tritt auch die Differenzierung des Ganzen bei den Regeneraten (wenigstens zuerst) hervor, besondere Umstände können nachträglich Abänderungen herbeiführen. Die (um der Kürze halber den Ausdruck beizubehalten) sekundäre Polarität erweist sich aber außerdem noch darin, daß mit zunehmendem Alter der Pflanze die terminalen Partien in ihrer polaren Differenzierung spezialisiert werden, aber nur als Ganzes (scharf zu trennen vom Verhalten der alten Einzelzelle vgl. p. 494), so daß ältere Teile in erster Linie Basalprodukte bilden.

Zum Vergleich auch hiermit seien einige Punkte der obigen Untersuchungen an *Pennaria* angeführt. Ganz kleine Stammstücke ohne Seitenäste bringen nie Hydranthen, sondern nur Stolonen (also sozusagen Organe niedereren Ranges) hervor, was mit der Rhizoidproduktion vieler Fälle in Analogie steht. Basale Stücke haben bei *Pennaria* die Tendenz, Stammverlängerungen zu bilden, apikale Teile dagegen die, an den Seitenästen Hydranthen zu erzeugen. Auch Driesch (II p. 62) nimmt für die Allgemeinheit

an, daß Altersunterschiede eine Veränderung der Entwicklungspotenzen mit sich bringen, wenngleich er selbst den Fall bei Ascidien nicht genügend aufklären kann, wo die Larven geringere Regenerationsfähigkeiten zeigen, wie die erwachsenen Tiere. An meinen Objekten aber ist gerade das Anwachsen der Stärke eines wichtigen Entwicklungsfaktors, der Vertizibasalität, in seinem Einfluß auf die regulatorische Tätigkeit (wie wohl in Drieschs Sinne alle behandelten Bildungen zusammengefaßt werden könnten) deutlich zu erkennen.

Berlin, 1. Februar 1905.

Zusatz: Längere Zeit nach Abschluß vorliegender Arbeit erschien von Oltmanns Werk Band II (Allgemeiner Teil), den ich leider nicht mehr benutzen konnte, sowie die kleine Mitteilung von H. Miehe: Wachstum, Regeneration und Polarität isolierter Zellen (Ber. d. Deutsch. botan. Ges., XIII, Heft 7, p. 257—264, 1905). Miehe verdankt seine Beobachtungen an *Cladophora*, deren morphologische Resultate sich mit meinen früheren Angaben im wesentlichen decken, einer neuen Versuchsanstellung (Plasmolyse und Rückführung in normales Medium), die in der bewußter auszuführenden Beeinflussung des Objektes Vorteil bietet.

Münster i. W., 12. Dezember 1905.

Literatur-Verzeichnis

1. Artari, A., Zur Frage über den Einfluß des Mediums auf die Form und Entwicklung der Algen (Russisch, zitiert nach Gerassimow), Moskau 1903.
2. Berthold, G., I. Über die Verteilung der Algen im Golf von Neapel nebst einem Verzeichnis der daselbst bisher beobachteten Arten. Mitteil. d. zool. Station zu Neapel, III, 1882, p. 393—536.
   —. II. Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Meeresalgen. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XIII, 1882, p. 569—717.
   —. III. Studien über Protoplasmamechanik, Leipzig 1886.
   —. IV. Untersuchungen zur Physiologie d. pflanzlichen Organisation, Leipzig, I, 1898; II, 1, 1904 (Einleitungen).
3. Bitter, G., Zur Anatomie und Physiologie von *Padina Pavonia*. Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch. 1899, p. 255—274.
4. Borge, O., Über die Rhizoidbildung bei einigen fadenförmigen Chlorophyceen. Baseler Dissertation. Upsala 1894.

5. Brandt, K., Die koloniebildenden Radiolarien des Golfes von Neapel. Fauna u. Flora des Golfes von Neapel, hsgb. von d. zool. Station XIII, 1885 (p. 114 ff.).
6. Chodat, R., Algues vertes de la Suisse, Bern 1903.
7. Driesch, H., I. Die organischen Regulationen, Leipzig 1901.
—. II. Über Änderungen der Regulationsfähigkeit im Verlaufe der Entwicklung bei Ascidien. Archiv f. Entw. Mechanik XVII, 1903, p. 54—63.
8. Falkenberg, P., Die Rhodomelaceen des Golfes von Neapel. Fauna u. Flora des Golfes von Neapel, hsgb. von d. zool. Station XXV, 1901.
9. Forest Heald, Regeneration of mosses. Botan. Gazette 1898, p. 109—225.
10. Fritsch, F. E., Observations on the young plants of Stigeoclonium Kütz. Beihefte z. botan. Centralbl. XIII, 1903, p. 368—387.
11. Gerassimow, J. J., Zur Physiologie der Zelle. Bull. de la Soc. Imp. des Naturalistes de Moscou, 1901, Nr. 1.
12. Goebel, K., Organographie der Pflanzen, Jena 1898/1901.
13. Haberlandt, G., Kulturversuche mit isolierten Pflanzenzellen. Sitz.-Ber. d. Kais. Akad. d. Wiss. in Wien, Math.-naturw. Kl., CXI, Abt. 1, 1902.
14. Harvey, H. W., Phycologia britannica, 4 Bde., London 1846—1851.
15. Hauck, F., Die Meeresalgen Deutschlands und Österreichs (Rabenhorsts Kryptogamenflora, 2. Aufl., Bd. II), Leipzig 1885.
16. Heinricher, E., Zur Kenntnis von *Drosera*. Zeitschr. des Ferdinandeums, III. Folge, 46. Heft, Innsbruck 1902, p. 21.
17. Henckel, A., Sur l'anatomie et la biologie des algues marines Cystoclonium purpurascens (Huds.) Kütz. et Chordaria flagelliformis (Müll.) Ag. Scripta Botanica horti universitatis Petropolitanae XIX, St. Petersburg 1902.
18. Kjellman, F. R., Über das Pflanzenleben während des Winters im Meere an der Westküste Schwedens. Botan. Centralbl. XXVI, 1886, p. 126 f.
19. Kny, L. u. Böttger, Auswachsen von Rhizoiden ineinander bei *Lunularia* und *Marchantia*. Verh. des botan. Vereins d. Prov. Brandenburg, XXI, 1880.
20. Kuckuck, P., Beiträge z. marinen Vegetation von Helgoland. Wiss. Meeresunters. Abt. Helgoland, N. F. I, 1896, 223, p. 2—4.
21. Küster, E., I. Zur Anatomie und Biologie der adriatischen Codiaceen. Flora 1898, p. 170—180.
—. II. Pathologische Pflanzenanatomie, Jena 1903.
22. Kützing, F. T., Tabulae phycologicae, 19 Bde., Nordhausen 1845—1871.
23. Lyngsbye, H. C., Tentamen Hydrophytologiae Danicae, Havniae 1819.
24. Massart, J., La cicatrisation chez les végétaux, Mém. cour. de l'acad. de Belgique 57, 1898, p. 12.
25. Morgan, T. H., I. Regeneration, New-York 1901.
—. II. Some factors in the regeneration of *Tubularia*. Archiv f. Entwicklungs-Mech. XVI, 1903, p. 147.
—. III. An analysis of the phenomena of organic polarity. Science, N. S. XX, 1904, p. 742—748.
26. Noll, F., I. Einfluß von Wurzelkrümmungen auf Entstehung und Anordnung der Seitenwurzeln. Landwirtsch. Jahrb. XXIX, 1900, p. 361—426.
—. II. Beobachtungen u. Betrachtungen über embryonale Substanz. Biol. Centralbl. XXIII, 1903, p. 281, 321, 401.
27. Nordhausen, M., Über basale Zweigverwachsungen bei *Cladophora* und über die Verzweigungswinkel einiger monosiphoner Algen. Jahrb. f. wiss. Botan., XXXV, 1900, p. 366—406.

28. Oltmanns, F., Morphologie und Biologie der Algen, Bd. I, Spez. Teil, Jena 1904.
29. Pfeffer, W., Pflanzenphysiologie, Bd. II, 2. Aufl., Leipzig 1904.
30. Semmola, C., Sulla temperatura delle acque del golfo di Napoli al variar delle stagione. Atti del R. Instituto d'incorraggiamento alle scienze naturale etc., I, 9, 1882.
31. Stahl, E., *Oedocladium protonema*, eine neue Oedogoniaceengattung. Jahrb. f. wiss. Botan., XIII, 1892, p. 343.
32. Techet, K., Verhalten einiger mariner Algen bei Änderung des Salzgehaltes. Österr. bot. Zeitschr. 1904, S.-A.
33. Tobler, F., I. Zerfall und Reproduktionsvermögen des Thallus einer Rhodomelacee. Ber. d. Deutsch. botan. Ges. XX, 1902, p. 351—365.
—. II. Über Vernarbung und Wundreiz an Algenzellen. Ber. d. Deutsch. botan. Ges. XXI, 1903, p. 291—300.
—. III. Über Eigenwachstum der Zelle und Pflanzenform. Versuche und Studien an Meeresalgen. Jahrb. f. wiss. Botan., XXXIX, 1903, p. 527—580.
—. IV. Eigenwachstum der Zelle und Pflanzenform (Vorl. Mitteil. über fortgesetzte Studien an Meeresalgen). Bergens Museums Aarbog 1903, Nr. 11.
34. Wiesner, E., Die Elementarstruktur und das Wachstum der lebenden Substanz Wien 1892, p. 99.
35. Winkler, H., I. Über Polarität, Regeneration und Heteromorphose bei *Bryopsis*. Jahrb. f. wiss. Botan., XXXV, 1900, p. 449—469.
II. Referat von Haberlandt, 13. Bot. Ztg., Allg. Teil, 1902, Sp. 262.
36. Wright, E. P., Note on *Bryopsis plumosa*. Notes from the Bot. School of Trinity College, Dublin, N. S. 1902, p. 174—175.
37. Zanardini, G., Iconographia phycologica adriatica. Venezia 1860—1876.

Figuren-Erklärung.

Fig. 1. *Polysiphonia urceolata*. Stück eines Seitenastes mit ungleichmäßigem Wachstum (Epinastie). Aquariummaterial. 95 mal vergr. (p. 473).

Fig. 2. Dasselbe. Basis eines Seitenastes. Dunkelkultur, 21./8. — 2./9. 1903. 95 mal vergr. (p. 474).

Fig. 3. Dasselbe. Seitenast mit Einschnürung. Dunkelkultur, 26./8.—6./9. 1903. 95 mal vergr. (p. 480).

Fig. 4. Dasselbe. Regeneration am apikalen Ende, 8 Tage alt. 95 mal vergr. (p. 483).

Fig. 5. Dasselbe. Gleicher Vorgang, Querwand in den Perizentralen. 75 mal vergr. (p. 483).

Fig. 6. Dasselbe. Absterben des Perizentralendes (Zelle). 95 mal vergr. (p. 483).

Fig. 7. Dasselbe. Regeneration und Adventivbildungen aus dem Regenerat. Dunkelkultur, 30./7.—7./8. 1903. 190 mal vergr. (p. 483).

Fig. 8. Dasselbe. Regeneration und Adventivbildungen an Regenerat und altem Teil. Kultur auf Sand, 16./8.—17./9. 1903. 190 mal vergr. (p. 483).

Fig. 9. *Polysiphonia violacea*. Neubildungen an übriggebliebenen Perizentralen, Regeneration des Scheitels aus der Mitte. 190 mal vergr. (p. 484).

Fig. 10. Dasselbe. Regeneration des Scheitels, Zusammenhang des alten Scheitels mit dem Thallus durch 2 Perizentralen. 95 mal vergr. (p. 484).

Fig. 11. *Polysiphonia urceolata.* Adventive Scheitelbildung an verletzter Achse. 95mal vergr. (p. 484).

Fig. 12. Dasselbe. Basalende, Perizentralen auswachsend, 30./8.—1./9. 1903. 95mal. vergr. (p. 486).

Fig. 13. *Polysiphonia variegata.* Basalende, dasselbe wie 12. 1.—14./3. 1903. 95mal vergr. (p. 486).

Fig. 14. *Polysiphonia urceolata.* Basalende, Perizentralen und Mitte auswachsend. 30./8.—13./9. 1903. 190mal vergr. (p. 487).

Fig. 15. Dasselbe. Basalende, Perizentralen stark, Mitte schwach auswachsend. 30./8.—13./9. 1903. 190mal vergr. (p. 487).

Fig. 16. Dasselbe. Basalende, nur Mitte wachsend (selten). 95mal vergr. [größerer Ast] (p. 487).

Fig. 17. Dasselbe. Basis eines großen Astes, Perizentralen etwas auswachsend. 30./8.—10./9. 1003. 95mal vergr. (p. 487).

Fig. 18. *Polysiphonia violacea.* Basis mit Haftorgan, kein Auswachsen der Mitte. 95mal vergr. (p. 487, 494).

Fig. 19. *Polysiphonia variegata.* Liegender Ast dorsiventral geworden. 190mal vergr. (p. 479).

Fig. 20. *Ceramium ciliatum.* „Taschenbildung." 95mal vergr. (p. 489).

Fig. 21. *Ceramium strictum.* Ersatz der Kontinuität im Faden. 30mal vergr. (p. 489).

Fig. 22. Dasselbe. Gleicher Ersatz. Doppelbildung in der Knotenzelle. 95mal vergr. (p. 490).

Fig. 23. *Ceramium tenuissimum.* Basalende, Haftorgan aus den Rindenzellen (Ast von 12 Gliedern). 75mal vergr. (p. 490).

Fig. 24. Dasselbe. Vernarbtes Basalende, Rhizoiden adventiv. 150mal vergr. (p. 490).

Fig. 25. *Ceramium strictum.* Basalende, Rhizoid aus dem Zentralfaden. 29./7. bis 2./8. 1903. 190mal vergr. (p. 490).

Fig. 26. Dasselbe. Vernarbtes Basalende. 95mal vergr. (p. 491).

Fig. 27. Dasselbe. Basalende eines großen Astes, vernarbt, Rhizoiden (?) adventiv zahlreich. Dunkelkultur, 29./8.—4./9. 1903. 83mal vergr. (p. 491).

Fig. 28. *C. ciliatum.* Basalende zu Gliederfaden auswachsend. Gleiche Kultur wie 27. 190mal vergr. (p. 491).

Fig. 29. Dasselbe. Gleiche Bildung wie 28. 33mal vergr. (p. 491).

Fig. 30. Dasselbe. Gleiche Bildung am Basalende, dazu Adventivbildungen. 5./8. bis 15./8. 1903. 150mal vergr. (p. 491).

Fig. 31. *Polysiphonia urceolata.* Basalende mit polaritätslosem Scheitel, zwei Adventiväste am alten Thallusteil, ihre Richtung! 190mal vergr. (p. 496).

Fig. 32. Dasselbe. Basis, ebenso, Adventivast dem neuen Scheitel zugewendet. 33mal vergr. (p. 495).

Sämtliche Figuren sind an frischem Material (nur Fig. 13, 19, 20 nach Alkoholmaterial) mit dem Zeichenapparat von E. Leitz bei der angegebenen Vergrößerung gezeichnet.

Inhalt

des vorliegenden 3. Heftes, Band XLII.

Seite

Repertorium novarum specierum regni vegetabilis

Centralblatt für Sammlung und Veröffentlichung von Einzeldiagnosen neuer Pflanzen

auctore

Friderico Fedde

Der Zweck dieses Organes, von dem jede Nummer zunächst etwa 16 Druckseiten stark sein wird, soll sein, die bisher in der Literatur recht zerstreuten Einzeldiagnosen neuer Pflanzen zu sammeln. Deshalb wird das Blatt sowohl neue Originaldiagnosen bringen als auch die Diagnosen neuer Pflanzen aus andern Zeitschriften und Florenwerken, falls die betreffenden Autoren dies wünschen, wieder abdrucken. Die Diagnosen sollen in der Regel lateinisch gebracht werden, die dazugehörigen pflanzengeographischen und kritisch-systematischen Bemerkungen in englischer, französischer und deutscher Sprache.

Der Preis eines Jahrganges (2 Bände von je 13 Nummern und zusammen ungefähr 400 Seiten) ist 10 Mk.

In diesem und den nächsten Bänden des Repertoriums erscheinen die Originaldiagnosen südamerikanischer Pflanzen aus den Sammlungen von Weberbauer und von anderen, die im Kgl. Bot. Museum zu Berlin bearbeitet werden.

Probehefte gratis und franko.

Verlag von Gebrüder Borntraeger in Berlin SW 11
Dessauerstrasse 29

Soeben erschien:

ÜBER VERERBUNGSGESETZE

VORTRAG

GEHALTEN IN DER GEMEINSCHAFTLICHEN SITZUNG DER NATURWISSENSCHAFTLICHEN UND DER MEDIZINISCHEN HAUPTGRUPPE DER VERSAMMLUNG DEUTSCHER NATURFORSCHER UND ÄRZTE IN MERAN AM 27. SEPTEMBER 1905

VON

C. CORRENS
A. O. PROFESSOR DER BOTANIK IN LEIPZIG

MIT 4 ABBILDUNGEN

Preis kartonniert 1 Mk. 50 Pf.

Im Mittelpunkt des Vortrages stehen die drei von Mendel entdeckten Gesetzmäßigkeiten, die Prävalenzregel, die Spaltungsregel und das Gesetz von der Selbständigkeit der Merkmale. Daran schließen sich einige ganz einfache, durch Tafeln illustrierte Beispiele, an denen das Zusammenwirken der drei Gesetze und ihre Ableitung gezeigt werden kann, ferner ein Hinweis auf kompliziertere Fälle und eine Anzahl naheliegender Fragen: so die nichtspaltenden Bastarde, der Gültigkeitsbereich der Spaltungsregel, die Anwendung auf den Menschen. Voraus gehen einleitende Bemerkungen über die Abgrenzung des zu behandelnden Gebietes auf die Übertragung der elterlichen Merkmale auf die Nachkommen, die verschiedenen Ursachen der Variabilität und die Bedeutung, die gerade das Studium der Pflanzenbastarde für die Vererbungsfragen besitzt. Am Schluß wird das Galtonsche Vererbungsgesetz und seine Beziehungen zu den Mendelschen Gesetzen, ferner eine Reihe mehr in lockerem Zusammenhange stehender Fragen, der Einfluß des Geschlechtes, die Xenien und die Pfropfbastarde, kurz besprochen.

Preis dieses Heftes für Abonnenten . . . 5 Mk. 50 Pfg.,
für den Einzelverkauf 6 Mk. 60 Pfg.

JAHRBÜCHER

für

wissenschaftliche Botanik

Begründet

von

Professor Dr. N. Pringsheim

herausgegeben

von

W. Pfeffer und **E. Strasburger**

Professor an der Universität Leipzig — Professor an der Universität Bonn

Zweiundvierzigster Band. Viertes Heft.
Mit 1 lithographierten Tafel und 9 Textfiguren.

Leipzig
Verlag von Gebrüder Borntraeger
1906

Alle Zusendungen für die Redaction bittet man zu richten an
Professor Pfeffer in Leipzig (Botanisches Institut), — vom 1. August bis 20. September nur an Gebrüder Borntraeger in Berlin SW. 11, Dessauerstrasse 29

Inhalt des vorliegenden Heftes.

Ausgegeben im März 1906.

Die Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik erscheinen in zwanglosen Heften, von denen zumeist 4 einen Band bilden. Der Preis des Bandes beträgt für die Abonnenten ungefähr 35 Mk., sofern nicht eine ungewöhnliche Zahl von Tafeln eine Preiserhöhung notwendig macht. Beim Einzelverkauf erhöht sich der Preis um 25 Prozent.

Das Honorar beträgt 30 Mk. für den Druckbogen; jedoch werden bei umfangreicheren Abhandlungen nur 4 Bogen honoriert. Bei Dissertationen wird kein Honorar gewährt. Den Autoren werden 25 Sonderabdrücke kostenfrei geliefert. Auf Wunsch wird bei rechtzeitiger Bestellung eine größere Anzahl von Sonderabzügen hergestellt und nach folgendem Tarif berechnet:

für jedes Exemplar geheftet mit Umschlag für den Druckbogen 13 Pfg.,
für jede schwarze Tafel einfachen Formats 5 Pfg.,
für jede schwarze Doppeltafel 7,5 Pfg.

Bei farbigen Tafeln erhöhen sich obige Preise für jede Farbe um 3 Pfg.

Ein besonderer Titel auf dem Umschlag sowie Änderung der Paginierung usw. werden besonders berechnet.

Diesem Heft liegen Prospekte der Verlagsbuchhandlung **Gebrüder Borntraeger** in Berlin bei.

Die Beteiligung lebender Zellen am Saftsteigen.

Von

A. Ursprung.

Im Jahre 1904 veröffentlichte ich die Resultate einiger Untersuchungen über die Beteiligung lebender Zellen am Saftsteigen[1]). Die experimentellen Untersuchungen setzte ich im Frühjahr 1905 fort, in der Absicht, durch zweckmäßige Abänderung der Versuchsmethode eine tiefere Einsicht zu gewinnen. Erst später, als die Versuche bereits beendigt waren, konnte ich die beabsichtigten Literaturstudien durchführen. Da ich mich bis dahin für die vor 1891 erschienenen Arbeiten auf die Zusammenstellung Strasburgers verlassen hatte, so waren mir einige Publikationen entgangen, die jedenfalls für die historische Seite unserer Frage von großer Wichtigkeit sind. In diesen Arbeiten fand ich auch an einigen Stellen Gedankengänge, die denen ähnlich sind, die mich bei der Ausführung meiner Versuche geleitet hatten.

Die vorliegende Mitteilung ist in zwei Teile gegliedert. Der erste Teil behandelt die Frage, ob lebende Zellen am Saftsteigen beteiligt sind oder nicht. Es werden hier die mir bekannt gewordenen Versuche kritisiert, die mit unserem Thema zusammenhängen. Diese Versuche wurden zum Teil in der Absicht angestellt, über die Beteiligung lebender Zellen am Saftsteigen Aufschluß zu erhalten, zum Teil verfolgten die Experimentatoren andere Zwecke, stellten aber Tatsachen fest, die für unsere Frage Bedeutung haben. Im Anschluß an die Besprechung meiner früheren Untersuchungen behandle ich dann die Einwände, die gegen meine Schlußfolgerungen erhoben worden sind. Den Schluß bilden eigene neue Versuche über denselben Gegenstand.

---

1) A. Ursprung, Untersuchungen über die Beteiligung lebender Zellen am Saftsteigen. Beih. z. Botan. Centralbl. 1904, p. 147.

Die im zweiten Teil beschriebenen Versuche sollen eine vorläufige Orientierung geben über die Frage, welche lebende Zellen am Saftsteigen beteiligt sind.

I.

Zur Entscheidung der Frage, ob lebende Zellen am Saftsteigen beteiligt sind oder nicht, gibt es zwei Wege. Der erste Weg besteht in dem Studium der Leistungsfähigkeit der rein physikalischen Kräfte. Die bisherigen Untersuchungen führten zu dem Resultat, daß die bekannten, in Betracht kommenden, rein physikalischen Kräfte nicht genügen, um Wasser in genügender Menge zu heben. Ein weiteres Eingehen auf diesen Gegenstand kann unterbleiben, da aus den Arbeiten Schwendeners das Wichtigste über diese Frage zu ersehen ist, und eigene Untersuchungen nicht vorliegen. Es wird sich aber immer einwenden lassen, daß noch andere, bisher nicht berücksichtigte physikalische Kräfte im Spiele sein können. Solange nun kein triftiger Grund vorliegt, die Existenz solcher Kräfte anzunehmen, geht dieser Einwand zu weit, denn was wir vernünftigerweise von einer Erklärung verlangen dürfen, ist eine relative, dem derzeitigen Stand unserer Kenntnisse entsprechende Richtigkeit, nicht aber eine absolute. Letztere haben wir erst dann, wenn sich nachweisen läßt, daß die gegebene Erklärung auch die einzig mögliche ist.

Bei der großen Schwierigkeit des Problems muß es erwünscht sein, die Lösung noch auf einem andern Wege versuchen zu können. Dieser zweite Weg besteht in der Ausschaltung der von den lebenden Zellen kommenden Kräfte. Da dann nur noch rein physikalische Kräfte übrig bleiben, so kann auch die Hebung des Wassers nur durch sie bedingt sein, und das Welken oder Frischbleiben der Blätter gibt über die Leistungsfähigkeit dieser Kräfte den nötigen Aufschluß.

Wenn es also möglich ist, die lebenden Zellen in solcher Weise inaktiv zu machen, daß keine andern Veränderungen eintreten oder doch nur solche, die nachweisbar bedeutungslos sind, so muß es auch möglich sein nachzuweisen, ob es sich beim Saftsteigen um ein rein physikalisches oder um ein vitales Problem handelt.

Im Jahre 1885 stellte Weber[1]) eine größere Zahl von Versuchen an, bei welchen teils abgeschnittene, teils an der lebenden Pflanze befindliche Zweige auf eine kurze Strecke abgetötet wurden. Die Zweige waren so dünn, daß die Dicke des Holzmantels (von der Markkrone bis zum Cambium) 1 mm nicht überschritt. Das Abtöten erfolgte entweder durch direktes Erhitzen mit einer Flamme oder durch Umgeben eines Zweigstückes mit Luft von über 160°; ein Verkohlen fand in letzterem Falle nicht statt. Die abgetötete Strecke war im Maximum 11 cm lang. Die Versuche mit nicht abgeschnittenen Zweigen wurden an folgenden Pflanzen ausgeführt: *Prunus domestica*, *P. insititia*, *Ribes rubrum*, *Corylus Avellana*, *Sambucus nigra*, *Populus alba*, *Picea excelsa*, *Thuja orientalis*.

Es ergaben sich die folgenden Resultate:

1. „Durch starkes Erhitzen wird die Leitungsfähigkeit des Holzes lebhaft transpirierender Sprosse, welche im Zusammenhange mit der Mutterpflanze geblieben sind, zunächst nicht verändert, wofern die Erhitzung nicht bis zur Verkohlung des größeren Teiles des Querschnittes getrieben wird, sondern höchstens bis zur oberflächlichen Bräunung des Holzkörpers."

2. „Nach längerer oder kürzerer Zeit tritt ein Welken des über der Operationsstelle befindlichen Zweiges ein, welches mit einem gänzlichen Zugrundegehen desselben endet."

3. „Durch eine Reduktion der Blattfläche des welkenden Sprosses kann weder dem Welken noch dem Zugrundegehen desselben Einhalt getan werden. Höchstens können die an dem Zweig verbliebenen Blätter dadurch vorübergehend wieder einigermaßen frisch werden."

4. „Zweige, welche unterhalb der Operationsstelle abgeschnitten und in Wasser gestellt sind, werden nicht wieder frisch, selbst wenn man versucht, das Wasser unter Druck einzupressen und die Transpiration durch entsprechende Änderung des umgebenden Mediums herabzusetzen."

5. „Blätter, welche zu welken beginnen, ebenso oberhalb der Operationsstelle abgeschnittene Sprosse können (wenn rechtzeitig abgeschnitten) wieder turgeszent werden und zeigen dann alle Eigenschaften normaler Blätter oder Zweige."

---

1) C. A. Weber, Über den Einfluß höherer Temperaturen auf die Fähigkeit des Holzes, den Transpirationsstrom zu leiten. Berichte d. Deutsch. botan. Gesellschaft, 1885, p. 345.

6. „In den zugrunde gegangenen Zweigen hat das nicht durch Hitze getötete Holz dort, wo es an das getötete grenzt, eine Veränderung erlitten, welche darin besteht, daß sich in den Hohlräumen der Gefäße und Tracheiden mehr oder minder reichliche Mengen gummöser Substanz gebildet haben, zu denen sich oft noch Thyllen, zuweilen in überwiegender Menge, gesellen.“

7. „Die Verstopfungen sind häufig so beträchtlich, daß sich Wasser selbst unter Anwendung bedeutender Druckkräfte nicht mehr durch den Stengel pressen läßt.“

Aus den unter Punkt 5 zusammengefaßten Erfahrungen schließt Weber, daß das Vertrocknen nur einem Mangel an Wasserzufuhr zuzuschreiben ist. Die Tatsache, daß die Zweige längere Zeit hindurch frisch blieben, konnte nicht durch in ihnen vorhandene Wasservorräte erklärt werden, da abgeschnittene Vergleichszweige stets längst verdorrt waren, wenn an jenen noch keine Veränderungen wahrzunehmen waren. Das Zugrundegehen ließ sich auch nicht durch eine unmittelbare Wirkung der hohen Temperatur erklären, weil es sofort nach der Präparation hätte eintreten müssen. Die ungenügende Wasserzufuhr ist nach Weber eine Folge der Verstopfung der Leitungsbahnen. Diese Versuche werden von ihm auch nur verwendet, um gegen die Richtigkeit der Imbibitionstheorie anzukämpfen; zur Entscheidung unserer Frage sind sie nicht zu gebrauchen.

Die Versuche von Strasburger[1]) über das Aufsteigen von Flüssigkeiten in verkohlten Pflanzenteilen wurden in der Weise ausgeführt, daß verkohlte Stücke von Ästen, Stengeln oder Wurzeln in eine Flüssigkeit getaucht und die Geschwindigkeit des Aufstiegs ermittelt wurde. Diese Experimente zeigten, daß Wasser in verkohlten Pflanzenteilen aufsteigen kann; sie geben aber über die Quantitätsfrage gar keinen Aufschluß und kommen schon deshalb für uns nicht in Betracht.

Durch Eintauchen in heißes Wasser oder durch Einbringen in Wasserdampf wurden im Jahre 1885 Abtötungsversuche ausgeführt von Hansen, Janse und Vesque. Hansen[2]) brühte zwei abgeschnittene Pappelzweige am unteren Ende, stellte sie darauf in kaltes Wasser und fand, daß sie länger frisch blieben als nicht

1) Strasburger, Über den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen. Jena 1891, p. 674.

2) A. Hansen, Ein Beitrag zur Kenntnis des Transpirationsstromes. Arb. d. botan. Inst. zu Würzburg, Bd. III, p. 305.

gebrühte Kontrollzweige. Er zog hieraus den Schluß, daß das Holz auch ohne lebende Markstrahlen Wasser leiten kann, und neigt zu der Vermutung, daß durch das Kochen des Holzes seine Leitungsfähigkeit sogar zeitweise gesteigert werden kann.

Diese Versuche wurden von Janse[1]) an Zweigen von *Sambucus*, *Populus* und *Ginkgo* wiederholt; es ließen sich aber keine erheblichen Differenzen in dem Verhalten der an der Basis gekochten und nicht gekochten Zweige feststellen. Dabei ist allerdings zu bemerken, daß Janse eine von Hansen unberücksichtigte Fehlerquelle nach Möglichkeit vermieden hatte. Da bei der Erwärmung aus der Zweigbasis Luft austritt, die bei der Abkühlung durch Wasser ersetzt wird, so ist der gekochte Zweig wasserreicher und daher in dieser Beziehung im Vorteil. Janse stülpte deshalb über das untere Zweigende einen Schlauch, damit die ausgetretene Luftmenge nachher wieder aufgenommen werden mußte. Zahlreiche, mit anderer Versuchsanstellung ausgeführte Experimente zeigten ebenfalls keinen bedeutenden Unterschied zwischen gekochten und nicht gekochten Zweigen.

Ferner wurde nachgewiesen, daß aus Versuchen mit abgeschnittenen Zweigen überhaupt keine Schlußfolgerungen über die Beteiligung lebender Zellen am Saftsteigen intakter Pflanzen gezogen werden dürfen. An der Schnittfläche des Zweiges ist im normalen Zustand eine negative Spannung vorhanden, nach dem Abschneiden dagegen Atmosphärendruck. Dieser künstlich geschaffene Überdruck ist aber für das Verhalten der Zweige von großer Bedeutung, da nach den Versuchen von Janse die Blätter welken, sobald der Überdruck entfernt wird. Ähnliche Experimente mit entsprechenden Resultaten wurden auch von Strasburger (a. a. O., p. 794) ausgeführt.

Später wurde von anderer Seite festgestellt, daß die physikalischen Grundlagen für die Bewegung des Wassers in den Leitungsbahnen andere sind, je nachdem Jaminsche Ketten oder zusammenhängende Wassersäulen sich vorfinden. Es ist aber a priori anzunehmen, daß diese Verhältnisse im intakten und abgeschnittenen Zweig nicht dieselben sind, und daher auch aus diesem Grunde ein Vergleich nicht gestattet ist.

Die Versuche Hansens bestätigten nur die bekannte Tatsache,

---

1) Janse, Die Mitwirkung der Markstrahlen bei der Wasserbewegung im Holze. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XVIII.

daß abgeschnittene, in Wasser gestellte Zweige nach einiger Zeit welken; zur Frage nach der Beteiligung lebender Zellen am Saftsteigen können sie dagegen keinen Beitrag liefern.

Janse[1]) fand im Jahre 1885, daß Zweige von *Syringa* und *Fuchsia*, deren Holz auf eine Strecke von 20 cm mit heißem Wasser durch Erwärmung bis ca. 75° C. getötet war, nach mehreren Tagen welkten und endlich bis auf die erwärmte Stelle abstarben. Durch diese Versuche glaubte er damals den Beweis erbracht zu haben für die Notwendigkeit der Mitwirkung der Markstrahlen beim Saftsteigen. In der im Jahre 1887 erschienenen deutschen Bearbeitung hielt er die Experimente nicht mehr für beweiskräftig, da Weber in ähnlichen Fällen Gefäßverstopfungen konstatiert, und auch er selbst bei der Nachprüfung solche gefunden hatte.

Im Jahre 1885 publizierte auch Vesque[2]) Untersuchungen über die Beteiligung lebender Zellen am Saftsteigen. Er fand, daß ein am Strauch befindlicher Zweig von *Ligustrum*, dessen Basis auf eine Strecke von 20 cm 15 Minuten lang in Wasser von 80° gelassen wurde, das folgende Verhalten zeigte: Nach 5 Tagen vertrockneten die Spitzen der beiden jungen, in Entwicklung begriffenen Blätter, ohne zu welken, der übrige Zweig blieb unverändert. Nach 13 Tagen begannen alle Blätter leicht zu welken. Nach 20 Tagen war der ganze Zweig deutlich welk. Über der getöteten Stelle waren die meisten Gefäße mit braunem Gummi verstopft.

Daß zuerst ein Teil der jungen Blätter vertrocknete, ohne zu welken, beruht nach Vesque nicht auf Wassermangel, da bei Wassermangel die Blätter zuerst welken und dann vertrocknen. Hierauf findet eine Verstopfung der Gefäße und infolgedessen eine Einschränkung der Wasserzufuhr statt; von diesem Momente an welken die Blätter, um später zu vertrocknen.

Hieraus folgt, daß durch Versuche, die in ähnlicher Weise verlaufen wie die eben beschriebenen, unsere Frage nicht gelöst werden kann.

Vesque glaubte ferner durch den folgenden Versuch einen Beweis zu erbringen, daß lebende Zellen am Saftsteigen nicht beteiligt sind. Ein abgeschnittener, 65 cm langer Zweig von *Prunus*

1) Janse, De medewerking der mergstralen aan de waterbeweging in het hout. Inaug.-Diss. Leiden 1885.

2) Vesque, Sur le prétendu rôle des tissus vivants du bois dans l'ascension de a sève. Comptes rendus 101, 2; 1885, p. 757.

Laurocerasus wurde 15 Min. lang vollständig in kochendes Wasser getaucht und hierauf mit dem unteren Ende in Wasser gestellt. Der Zweig war nach 26 Stunden noch „frais“ und die mikroskopische Beobachtung der entsprechend zugeschnittenen Stengelbasis zeigte, daß das Wasser sich in die Gefäße hineinstürzte. Wenn nun auch Wasser aufgenommen wird, so ist damit doch nicht bewiesen, daß genügend aufgenommen wird, um den Verbrauch zu decken; dies läßt sich aber überhaupt nicht entscheiden, wenn der Zweig vollständig untergetaucht wurde, da hierbei die Blätter absterben mußten; zudem können, wie schon gezeigt wurde, Versuche mit abgeschnittenen Zweigen unsere Frage nicht entscheiden.

Von Böhm wurden Abtötungsversuche sowohl mit abgeschnittenen Zweigen wie mit ganzen Pflanzen ausgeführt. Obschon bei einigen Experimenten[1]) mit abgeschnittenen, am unteren Ende gekochten Zweigen die Schnittfläche verschlossen und ein direktes Einpressen von Wasser in die Gefäßlumina vermieden war, so sind sie für uns doch ebenso unbrauchbar, da die Quantitätsfrage unberücksichtigt blieb. Die später mitgeteilten Experimente[2]), bei welchen auch die Blätter abgetötet wurden, fallen aus demselben Grunde nicht in Betracht. Der Versuch mit den gebrühten *Phaseolus*-Pflanzen wird bei der Besprechung meiner früheren Untersuchungen erwähnt werden.

Bevor wir zur Diskussion weiterer Versuche übergehen, möchte ich einige Betrachtungen einschieben, welche die Einsicht in die vorliegenden physikalischen Verhältnisse erleichtern dürften.

Es fließe in einem Leitungsrohr Wasser von der Zufuhrstelle A nach dem Verbrauchsorte B. Eine ungenügende Wasserversorgung in B kann eintreten durch

a) Veränderung des Rohres
1. Vergrößerung des Leitungswiderstandes (Verstopfung),
2. Beschädigung der Wand (seitlicher Wasseraustritt),

b) Veränderung der Zufuhr oder des Verbrauchs
3. geringere Zufuhr,
4. größerer Verbrauch.

---

1) Böhm, Ursache des Saftsteigens. Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch. 1889, Gen.-Vers., p. 54.

2) Böhm, Transpiration gebrühter Sprosse. Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch. 1892, p. 627.

Tritt keine der genannten Veränderungen ein, so erleidet die Wasserversorgung keine Störung. Hierbei ist vorausgesetzt, daß die physikalischen Eigenschaften der Rohrwand im übrigen dieselben bleiben, und daß auch die zu leitende Flüssigkeit nicht verändert wird.

Von Böhm[1]), Strasburger[2]) und mir[3]) wurden nun Versuche angestellt, bei welchen die Wurzeln und Blätter intakt blieben, und nur der Stengel auf eine größere oder kleinere Strecke mit heißem Wasser oder Wasserdampf abgetötet wurde. Es ergab sich, daß die über der abgetöteten Strecke gelegenen Teile nach verhältnismäßig kurzer Zeit verdorrten; dies geschah um so langsamer, je kürzer die abgetötete Strecke war. Mit Rücksicht auf die Untersuchungen Webers ist das Verdorren nur als eine Folge des Wassermangels anzusehen.

Es wurde nun nachgewiesen, daß in meinen[4]) Versuchen diese ungenügende Wasserversorgung weder durch die Veränderung der Leitungsröhren noch durch die Veränderung der Zufuhr oder des Verbrauchs bedingt sein konnte.

1. Daß das Verdorren keine Folge der Verstopfung war, geht einmal daraus hervor, daß es langsamer erfolgte, als die abgetötete Strecke kürzer war. Da nämlich Verstopfungen, wenn sie überhaupt vorhanden sind, nur an der Grenze der toten Strecke vorkommen, so könnte in diesem Falle die Länge der toten Strecke nicht von Bedeutung sein. Dann wurde aber auch das Fehlen von Verstopfungen direkt nachgewiesen.

2. Es wurde ferner gezeigt, daß seitlicher Wasseraustritt nicht die Ursache des Welkens war[5]), denn es fand auch statt, nachdem der Stengel mit einer Lage Paraffin oder Lack umgeben war. Eine bedeutende seitliche Wasserabgabe aus den Leitungsbahnen ist aber

---

1) Böhm, Ursache des Saftsteigens. Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch. 1889, Gen.-Vers., p. 55.

2) Strasburger, Über den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen. Jena 1891, p. 646.

3) Ursprung, Untersuchungen über die Beteiligung lebender Zellen am Saftsteigen. Beih. z. Botan. Centralbl. 1904, p. 147.

4) Von Böhm und Strasburger wurde das Fehlen von Verstopfungen nicht festgestellt.

5) Ich sehe hierbei von den Versuchen mit *Primula* ab. Die Verhältnisse sind hier noch nicht genügend klargelegt und bieten auch weniger Interesse, da vor allem größere Pflanzen Gegenstand der Untersuchung sein müssen.

ausgeschlossen, solange der wasserdurchtränkte Stengel seitlich kein Wasser verlieren kann.

3. Aus dem Frischbleiben der unterhalb der abgetöteten Strecke gelegenen Teile geht hervor, daß die wasseraufnehmenden Organe durch die Operation nicht nachteilig beeinflußt wurden.

4. Durch heißes, in den Leitungsbahnen zugeführtes Wasser konnten die Blätter nicht getötet worden sein, da das Welken hierfür viel zu spät erfolgte. Die Blätter besaßen auch immer eine relativ niedrige Temperatur, was sich durch Befühlen mit den Fingern mit genügender Genauigkeit feststellen ließ. Auch der große Unterschied im Verhalten der *Primula*-Spreiten, je nachdem der Stiel paraffiniert war oder nicht, würde natürlich bei dieser Todesursache unmöglich sein. Ferner hätten die *Primula*-Spreiten immer viel früher welken müssen, als zB. die *Fagus*-Blätter, was ebenfalls nicht zutrifft.

Da somit die wasseraufnehmenden und wasserabgebenden Organe keine direkte Störung erlitten, so konnte eine allfällige Veränderung der betreffenden Funktionen nur eine Folge der veränderten Leitung sein.

Es wurde noch vorausgesetzt, daß die Wände der Leitungsbahnen dieselben physikalischen Eigenschaften behalten, wie vor dem Abtöten. Aus den Untersuchungen Schwendeners[1]) geht nun hervor, daß der mizellare Bau und die Imbibitionsfähigkeit der Wand die Bewegung in Kapillaren nicht beeinflussen, während die Benetzbarkeit der Wand von großer Bedeutung ist. Es unterliegt aber keinem Zweifel, daß durch das Eintauchen in Wasser oder Wasserdampf die Benetzbarkeit nicht verringert wird, und daß daher auch eine nachteilige Einwirkung auf die Saftbewegung in diesem Sinne ausgeschlossen ist. Zudem hatte ich bei meinen Versuchen über die Bewegung der Pteridophytensporangien zur Genüge feststellen können, daß Kochen in Wasser die hygroskopischen und elastischen Eigenschaften der Membran nicht verändert, womit zugleich erwiesen ist, daß nennenswerte Verschiebungen des mizellaren Baues nicht stattgefunden haben. Nun sind Sporangienwände und Gefäßwände allerdings nicht dasselbe; da es sich aber in beiden Fällen um tote, verholzte Membranen handelt, so liegt jedenfalls a priori kein Grund vor, für die Gefäßwände in dieser Beziehung ein wesentlich anderes Verhalten anzunehmen.

1) S. Schwendener, Zur Kritik der neuesten Untersuchungen über das Saftsteigen. Sitzber. d. Berliner Akad. 1892, p. 911.

Ferner wurde die Voraussetzung gemacht, daß die geleitete Flüssigkeit unverändert bleibt. Nun dehnen sich beim Erwärmen die Glieder der Jaminschen Kette natürlich aus und zwar die Luftblasen bedeutend stärker als das Wasser. Die hierbei erzeugten Druckkräfte treiben bekanntlich beim Kochen eines abgeschnittenen Zweiges aus der Schnittfläche Luftblasen aus, bringen also beträchtliche Verschiebungen in den Jaminschen Ketten hervor. Ähnliche Verschiebungen werden auch beim Abtöten nicht abgeschnittener Zweige stattfinden. Da aber die nachfolgende Abkühlung die umgekehrten Vorgänge erzeugen muß, so liegt kein Grund vor zu der Annahme, es sei der Zustand des Gefäßinhaltes nach der Abkühlung ein wesentlich anderer als vor der Erwärmung. Hierfür spricht auch die Tatsache, daß bei meinen Experimenten mit *Primula*-Blättern das Abtöten des Stieles erst nach ziemlich langer Zeit zum Welken führte, wenn seitliche Wasserabgabe ausgeschlossen war. Dieses Resultat wäre unmöglich, wenn sich bei der Erwärmung lange, zusammenhängende, die Wasserleitung hindernde Luftblasen gebildet hätten.

Aus dem Mitgeteilten folgt nun, daß das Welken bei meinen mit intakten Pflanzen ausgeführten Versuchen nicht erklärt werden kann, wenn das Problem ein rein physikalisches ist. Das Welken wird aber sofort verständlich, wenn es sich beim Saftsteigen um ein vitales Problem handelt. Es erklärt sich dann nicht nur, warum die Blätter verdorren, sondern auch, warum sie früher verdorren, wenn die abgetötete Strecke relativ lang ist.

Nachdem auf diese Weise die Beteiligung lebender Zellen am Saftsteigen erwiesen war, handelte es sich ferner darum, ihre Funktion genauer kennen zu lernen. Wie ich nun schon früher auseinandergesetzt habe, ist es denkbar:

1. daß die lebenden Zellen einen Teil der zur Hebung des Wassers nötigen Kraft liefern;

2. daß sie die Aufgabe haben, die Gefässe und Tracheïden im leitungsfähigen Zustand zu erhalten, durch Verhinderung einer unvorteilhaften Veränderung des Inhaltes oder der Membran der leitenden Elemente (zu starker Austritt von Wasser bezw. Eintritt von Luft, Verstopfung, die Leitungsfähigkeit beeinträchtigende Veränderung der Gefäßwand);

3. daß sie zugleich im Sinne 1 und 2 wirken.

Da bei den Versuchen mit *Primula* die Spreite um so langsamer welkte, je mehr die seitliche Wasserabgabe aus dem ab-

getöteten Stiel verhindert war, so kommt den lebenden Zellen des *Primula*-Blattstiels jedenfalls die Aufgabe zu, eine zu starke seitliche Wasserabgabe zu verhindern; ob diese Funktion die einzige ist, die für die Frage des Saftsteigens Bedeutung hat, konnte noch nicht festgestellt werden.

Bei den Versuchen mit *Phaseolus*, vor allem aber bei denen mit *Hedera* und *Fagus* spielte die seitliche Wasserabgabe keine Rolle. Aus den vorigen Betrachtungen geht hervor, daß auch andere unvorteilhafte Veränderungen der Leitungsbahnen oder ihres Inhaltes nicht vorhanden sind, woraus folgt, daß in den genannten Fällen die lebenden Zellen an der Erzeugung der Hebungskraft beteiligt sind.

Gegen die Berechtigung der Schlüsse, die ich in meiner früheren Arbeit gezogen hatte, wurden von Jost[1]) folgende Einwände erhoben:

1. Da Zweige tagelang turgeszent bleiben, wenn sie an der Spitze einer wassererfüllten Glasröhre befestigt, durch diese aus einem 40—50 cm tiefer gelegenen Niveau Wasser schöpfen müssen, so kann Wasser in toten Röhren von der Pflanze auf eine ziemliche Strecke gehoben werden. Weil nun — so argumentiert Jost — die Pflanze das Wasser in toten Röhren auf Strecken heben kann, die zum Teil größer sind als die abgetöteten Stiel- und Stengelzonen, so ist der von mir gezogene Schluß falsch. Es handelt sich also wieder um Versuche mit abgeschnittenen Zweigen, die schon seit Hales Zeiten im Gebrauch sind, und die, wie nun doch zur Genüge bekannt sein dürfte, keinen Schluß auf das Verhalten intakter Pflanzen erlauben. Es ist eben sehr wichtig, ob in den Leitungsbahnen Jaminsche Ketten oder kontinuierliche Wassersäulen vorhanden sind, und da man allen Grund hat anzunehmen, daß der Inhalt des abgeschnittenen von dem des intakten Zweiges in dieser Beziehung wesentlich verschieden ist, so sind schon deshalb Vergleiche nicht gestattet. Die in Rede stehenden Experimente weichen von dem natürlichen Zustand ferner dadurch ab, daß in dem einen Falle an derselben Stelle der Luftdruck wirkt, wo sonst ein negativer Druck sich findet. Hier wird nun durch die Versuchsanordnung Josts eine kleine unbedeutende Veränderung geschaffen, indem auf die Schnittfläche des Zweiges statt eines Druckes von

1) Jost, L., Erwiderung auf die „Bemerkungen“ A. Ursprungs. Botan. Ztg. 1905, Sp. 244.



10 m Wasser ein solcher von 9 m 60 bezw. 9 m 50 ausgeübt wird. Daß das Fehlerhafte der früheren Versuche hierdurch nicht beseitigt wurde, ist wohl selbstverständlich. Ebenso klar ist es auch, daß die Wassersäule im Glasrohr erhalten blieb, und daß an Stelle des verbrauchten Wassers neues trat, denn so lange am oberen Ende der Verschluß genügend dicht ist, kann die Wassersäule unmöglich sinken. Die so behandelten Zweige mußten daher auch das gleiche Verhalten zeigen, wie jeder in Wasser gestellte Kontrollzweig; sie bestätigten von neuem die bekannte Tatsache, daß die Blätter nach einiger Zeit welken und verdorren. Die Versuche Josts zeigen nicht, daß die Pflanze in toten Röhren Wasser auf eine ziemliche Strecke heben kann, sondern nur, daß der Luftdruck am unteren Ende des Glasrohres neues Wasser einpreßt, wenn am oberen Ende Wasser abgegeben wird. Zudem bewegt sich das Wasser in der Natur in engen Gefäßen und Tracheïden, und nicht in weiten Glasröhren; auch finden sich in den Leitungsbahnen der Pflanzen Jaminsche Ketten, während im Glasrohr eine kontinuierliche Wassersäule vorhanden war.

2. Jost wendet ferner ein, daß ich nicht alle Möglichkeiten in Betracht gezogen habe. Er schreibt:

„Ist es denn ganz unmöglich oder auch nur unwahrscheinlich, daß der Inhalt der Gefäße beim Kochen Veränderungen erfährt? Können nicht etwa zB. die Luftblasen der Jamin-Ketten sich zu mehreren vereinigen und dadurch weiteren Wassernachschub unmöglich machen?“ Ich habe bereits gezeigt, daß dies a priori sehr unwahrscheinlich ist und daß die Versuche mit *Primula* direkt dagegen sprechen. Bei den später zu erwähnenden neuen Versuchen gelangte ich durch direkte Beobachtung des Gefäßinhaltes zu demselben Resultat.

3. Der dritte Einwand besteht in der Vermutung, daß Veränderungen der Membran, die sich nicht nachweisen ließen, von großer Bedeutung sein könnten. Es heißt dort: „Nun können doch (beim Abtöten mit Wasserdampf) ganz gewiß an einer Membran wichtige physiologische Veränderungen vor sich gehen, auch wenn man sie mit dem Mikroskop nicht sieht.“ Mit dem Vorschieben unbekannter Veränderungen oder unbekannter Kräfte wird natürlich nichts erreicht. Dies kann so lange geschehen, als sich nicht beweisen läßt, daß solche Veränderungen und Kräfte überhaupt unmöglich sind. Ob wir in der Naturwissenschaft jemals so weit kommen werden, läßt sich wohl nicht übersehen. Worauf es uns

— solange wir nicht einem unfruchtbaren Skeptizismus verfallen wollen — allein ankommen kann, das ist die Frage, ob nach dem derzeitigen Stand unserer Kenntnisse eine solche Veränderung denkbar ist. In diesem Sinne dürfte wohl auch Josts Einwand zu verstehen sein. Wer aber solche Veränderungen sich denken kann und sie zur Verteidigung seiner Ansicht benützen will, der hat auch die Pflicht, diese Veränderungen zu präzisieren, damit die Frage diskussionsfähig wird.

Es ist klar, daß man von den „Beweisen" für oder gegen die Beteiligung lebender Zellen am Saftsteigen keine mathematische Genauigkeit erwarten darf. Es kann sich nur darum handeln, die Beteiligung oder Nichtbeteiligung lebender Zellen möglichst wahrscheinlich zu machen. Aus diesem Grunde muß es erwünscht sein mit verschiedenen Methoden zu operieren und zu untersuchen, ob die verschiedenen Wege gegen dasselbe Ziel hinführen.

Bis jetzt erfolgte das Abtöten durch hohe Temperatur. Eine andere Methode, um die lebenden Zellen zu töten oder doch wenigstens inaktiv zu machen, liefert die Abkühlung.

Einige Versuche, die auf unsere Frage Bezug haben, finden sich bei Kosaroff[1]). Es wurden die Stengel partiell entlaubt und auf eine Strecke von 1/2—2 m direkt in Eis oder Schnee gelegt oder auf eine Strecke von 60 cm in einen Abkühlungsapparat gebracht, wo sie vor der direkten Berührung mit Eis oder Schnee geschützt waren. Bei *Phaseolus multiflorus* trat bei stärkerer Transpiration oft schon nach 3—4stündiger Abkühlung Erschlaffen der Blätter ein; auffallendes Welken wurde nicht beobachtet. Bei Abkühlung bis —2° auf 60 cm Länge welkte die Pflanze rasch und ging zugrunde. Bei *Humulus Lupulus* wurde durch Abkühlung auf 0° kein Welken erzielt; Abkühlung unter 0° hatte denselben Erfolg wie bei *Phaseolus. Bryonia alba* und *Sicyos angulatus* begannen bei Abkühlung auf 0° nach 2—3 Stunden zu welken. *Lonicera sempervirens* auf 0° abgekühlt welkte nicht, wohl aber bei Abkühlung auf —2°. *Passiflora coerulea* welkte ebenfalls erst bei Abkühlung auf —2°. *Lonicera* und *Passiflora* wurden nach dem Abkühlen wieder turgeszent. Andere Holzpflanzen wie *Ampelopsis quinquefolia*, *Aristolochia Sipho*, *Vitis Labrusca* welkten

1) Kosaroff, Einfluß verschiedener äußerer Faktoren auf die Wasseraufnahme der Pflanzen. Inaug.-Diss. Leipzig 1897.

auch nicht, wenn sie 2—3 Stunden lang auf —4° bis —5° abgekühlt wurden, während unverholzte Triebe von *Ampelopsis* und *Wistaria polystachia* schon bei —1,5° welkten und zugrunde gingen.

Hieraus folgt, daß die untersuchten Krautpflanzen meist schon bei Abkühlung auf 0°, ausnahmslos aber bei Abkühlung unter 0° welkten. Während nach der Abkühlung auf —2° *Passiflora* und *Lonicera* wieder turgeszent wurden, gingen die Krautpflanzen zugrunde. Die Todesursache ist nach Kosaroff unbekannt, Wassermangel konnte sie seiner Ansicht nach nicht sein, da auch das Einbringen in dampfgesättigten Raum nach der Abkühlung die Blätter nicht wieder turgeszent machte. Außer der Hemmung der Wasserbewegung glaubt er daher noch „andere lokale Beschädigungen" annehmen zu müssen, welche die Leitfähigkeit dauernd in hohem Grade hemmten. Daß Abkühlung das Saftsteigen zu stören vermag, kann nach den eben mitgeteilten Versuchen keinem Zweifel mehr unterliegen, und es fragt sich nur noch, ob es sich hierbei um eine rein physikalische Erscheinung handelt oder nicht. Aus den Versuchen von Poiseuille folgt allerdings, daß bei Glaskapillaren die Ausflußmenge des Wassers mit abnehmender Temperatur kleiner wird, aber schon eine einfache Überlegung zeigt deutlich, daß hierdurch die Resultate Kosaroffs nicht zu erklären sind. Das so außerordentlich abweichende Verhalten verschiedener Pflanzen ist nämlich unmöglich physikalisch zu erklären, da der Poiseuillesche Temperaturkoeffizient für die Leitungsbahnen, falls er bei verschiedenen Pflanzen nicht gleich ist, doch niemals solch enorme Differenzen zeigen kann, wie sie vorhanden sein müßten, um das Verhalten von zB. *Bryonia* und *Sicyos* einerseits, von *Ampelopsis* und *Aristolochia* anderseits zu erklären. Unverständlich wäre auch das verschiedene Verhalten jüngerer und älterer Triebe von *Ampelopsis*. Daß Gefäßverstopfungen außer Spiele sind, ist sicher für diejenigen Pflanzen, bei denen das Welken schon nach 2—3 Stunden eintrat, und bei denen die welken Blätter nach der Abkühlung wieder turgeszent wurden. Eine bedeutende seitliche Wasserabgabe ist beim Einlegen in Schnee ebenfalls nicht anzunehmen. Eine nachteilige Veränderung des Gefäßinhaltes ist denkbar durch Gefrieren des Wassers und durch eine ungünstige Verteilung von Wasser und Luft. Gefrieren des Gefäßinhaltes ist beim Einlegen in Schnee ausgeschlossen, da die Leitungsbahnen nicht reines Wasser führen. Daß bei der Abkühlung unter Null in den Gefäßen kein Eis auftrat, folgt zwar nicht daraus, daß einige

Versuchspflanzen auch bei dreistündiger Abkühlung auf —4° nicht welkten, denn abgeschnittene Zweige, denen kein Wasser zugeführt wird, können stunden- und tagelang turgeszent bleiben. Die Untersuchungen von Mousson[1]) zeigten jedoch, daß Wasser in Kapillaren unter 0,7 mm Durchm. bei —7° C. flüssig bleibt und auch durch Stöße nicht fest wird, und daß bei abnehmendem Durchmesser das Wasser noch schwerer gefriert. Dixon und Joly[2]) beobachteten sogar in den Tracheïden von *Taxus* Eisbildung erst bei —10° bis —11° C. Es liegt somit kein Grund vor zur Annahme, daß das Welken durch Eisbildung in den Gefäßen veranlaßt wurde. Ebenso ist nicht einzusehen, weshalb eine unvorteilhafte Verteilung von Wasser und Luft in den Jaminschen Ketten hätte stattfinden sollen. Eine Schädigung der wasseraufnehmenden und -abgebenden Organe ist durch die Art der Versuchsanstellung ausgeschlossen.

Während somit die Kosaroffschen Resultate rätselhaft bleiben, wenn wir voraussetzen, die lebenden Zellen seien am Saftsteigen nicht beteiligt, werden sie sofort verständlich, wenn wir diese Voraussetzung fallen lassen. Wenn die lebenden Zellen an der Erzeugung der Hebungskraft mitbeteiligt sind, so muß ein Kräftedefizit entstehen, sobald diese Zellen tot oder inaktiv werden. Dies ist nun bei der Abkühlung der Fall, und es muß daher Welken stattfinden, sobald dieses Defizit eine bestimmte Größe erreicht hat, die abhängig sein wird von dem Verhältnis der überhaupt nötigen Transportkräfte zu den vorhandenen physikalischen. Da schon a priori anzunehmen ist, daß dieses Verhältnis für verschiedene Pflanzen verschieden sein wird (zB. *Primula* und *Fagus*), so kann es nicht auffallen, daß das Verhalten der verschiedenen Versuchspflanzen nicht übereinstimmt. Auch die Tatsache, daß einige Pflanzen nach dem Abkühlen wieder turgeszent wurden, andere dagegen zugrunde gingen, ist leicht verständlich, sobald man die physiologisch berechtigte Annahme macht, daß in dem ersten Fall die Zellen[3]) nicht getötet wurden, wohl aber im zweiten. Der Schluß Kosaroffs, daß Wassermangel nicht die Todesursache sein könne, weil das Einbringen in den dampfgesättigten Raum nach der Abkühlung die Pflanzen nicht wieder turgeszent mache,

1) Annalen der Physik und Chemie, Bd. 105, 1858, p. 161.

2) Dixon and Joly, The path of the transpiration-current. Annals of Botany Vol. IX, 1895.

3) Entweder die Stengelzellen wegen zu starker Abkühlung oder die Blattzellen wegen zu langen Welkens.

ist nicht berechtigt, denn ein welkes Blatt, dem man kein oder zu wenig Wasser zuführt, wird nicht turgeszent, wenn es auch gegen Wasserverlust geschützt ist. Aber selbst bei genügender Wasserzufuhr gehen die Blätter zugrunde, wenn das Welken schon zu weit vorgeschritten war.

Der Umstand, daß einige Holzpflanzen bei zwei- bis dreistündiger Abkühlung auf —4° bis —5° nicht welkten, steht mit der Beteiligung lebender Zellen nicht im Widerspruch; das geht schon daraus hervor, daß abgeschnittene Zweige ohne jede Wasserzufuhr nicht nur stundenlang, sondern tagelang turgeszent bleiben können. Ebensowenig sprechen die Beobachtuugen von Hales und Duhamel[1]) gegen unsere Annahme; denn wenn immergrüne Gewächse im Winter den Transpirationsverlust zu decken vermögen, so geht das daraus hervor, daß die Blätter nicht welken; die Blattzellen waren daher jedenfalls nicht erfroren, und das gleiche gilt mit mindestens demselben Rechte für die Stammzellen.

Eine weitere Methode besteht in der Anwendung von Kohlensäure.

Aus den Versuchen von Barthélemy[2]) folgt, daß *Evonymus* schwächer transpiriert, wenn die Blätter in kohlensäurereicher Atmosphäre sind, als wenn sie in gewöhnlicher Luft sich befinden, während die außerhalb der Kohlensäureatmosphäre befindliche Wurzel in beiden Fällen gleiche Wassermengen aufnimmt.

Aus den Versuchen Kosaroffs ergibt sich, daß durch Kohlensäure gehemmt wird:

a) die Wasseraufnahme und die Wasserleitung, oder nur eines von beiden,

b) die Transpiration.

Kosaroff fand nämlich experimentell, daß die Wasseraufnahme und -abgabe kleiner wird, wenn man den Boden mit Kohlensäure bereichert. Er zog daraus den Schluß, daß diese beiden Funktionen gehemmt werden, übersah aber die Möglichkeit einer Hemmung der Wasserleitung. Bei der Wechselwirkung, die zwischen Wasseraufnahme und -abgabe stattfindet, lassen sich die Versuchsresultate mehrfach deuten. Denkbar ist, daß durch die Kohlensäure nur die Wurzeln beeinflußt werden, doch steht damit

1) Pfeffer, Pflanzenphysiologie, II. Aufl.. Bd. I, p. 218.

2) Burgerstein, Die Transpiration der Pflanzen. Jena 1904, p. 108.

die Tatsache im Widerspruch, daß auch nach dem Brühen der Wurzeln oder an abgeschnittenen Zweigen eine Herabsetzung der Transpiration durch Einführung von Kohlensäure in die Nährlösung erzielt wurde. Jedenfalls dringt das im Wasser gelöste Gas in die Pflanze und gelangt durch die Leitungsbahnen bis in die Blätter; es wird daher nicht nur eine Beeinflussung der lebenden Wurzelzellen, sondern auch der lebenden Stengel- und Blattzellen stattfinden. Daß die Leitung durch die Kohlensäure direkt gehemmt wird, ist allerdings nach dieser Methode nicht nachzuweisen, aber diese Annahme hat — falls das Problem ein vitales ist — gerade so viel Wahrscheinlichkeit, wie jene, daß die Transpiration direkt herabgesetzt wird.

Versuche mit Giften können unsere Aufgabe nur dann lösen, wenn es möglich ist, nur die Stammzellen zu töten, die Wurzel- und Blattzellen aber intakt zu lassen.

Aus diesen Auseinandersetzungen geht hervor, daß alle bis jetzt angewandten Methoden — falls sie überhaupt zu einem Schluß berechtigen — dasselbe Resultat ergeben wie die Abtötungsversuche mit Wasserdampf.

Im folgenden möchte ich einige neue Versuche besprechen, welche die Richtigkeit der früheren Folgerungen bestätigen.

Bei der Wiederholung der Abtötungsversuche mit *Fagus* fiel mir auf, daß die Blätter oft eigentümliche Flecken erhalten, eine Erscheinung, die ich bei *Primula*, *Phaseolus* und *Hedera* nicht beobachtet hatte. Es war natürlich wichtig zu wissen, ob diese Flecken eine Folge von Wassermangel sind, oder ob sie einer andern Ursache ihre Entstehung verdanken. Ich stellte einen großen *Fagus*-Ast in ein Gefäß mit Wasser und versah ein Zweiglein an der Basis mit einer tiefen, ca. 8 cm langen Ringelung. Nach vier Tagen waren die Blätter dieses Zweigleins welk und z. T. stark fleckig, nach sieben Tagen dürr, während die übrigen Blätter des Astes die ursprüngliche Turgeszenz behalten hatten. Ein anderer kleiner abgeschnittener Zweig wurde nicht direkt in Wasser gestellt, sondern, um die Wasseraufnahme zu erschweren, an dem unteren Ende mit einem 10 cm langen Zylinder aus Filtrierpapier umwickelt, der in Wasser tauchte. Nach vier Tagen waren einige Blätter etwas welk und zeigten da und dort Flecken. Nach sieben Tagen waren einzelne Blätter immer noch turgeszent, zeigten aber, ähnlich

wie die welken Blätter, deutliche Flecken. Der Zweig war erst nach 2 1/2 Wochen dürr. Um die Wasserabgabe zu beschleunigen, brachte ich am Abend einige frische Buchenblätter während 2 Stunden in den Trockenschrank in eine Temperatur von 30° C. und ließ sie hierauf während der Nacht bei gewöhnlicher Temperatur liegen. Am folgenden Morgen waren sie etwas welk und stark mit größeren und kleineren Flecken bedeckt. Vier andere frische Buchenblätter legte ich bei gewöhnlicher Temperatur in dampfgesättigter Atmosphäre auf feuchtes Filtrierpapier, um die Wasserabgabe möglichst zu hemmen. Nach 14 Tagen waren noch keine Flecken zu beobachten, und selbst nach 1 1/2 Monaten war ein Blatt gleichmäßig grün gefärbt, während die andern von unten nach oben fortschreitend gelb wurden, aber gleichmäßig, ohne Fleckenbildung.

Hieraus folgt also, daß die Fleckenbildung keine spezifische Folge der Abtötung mit Wasserdampf ist, sondern ganz allgemein eintreten kann, wenn die Blätter ungenügend mit Wasser versorgt werden. Auch im Walde sind an abgeschlagenen *Fagus*-Zweigen häufig fleckige Blätter zu beobachten.

Bei der Wiederholung der Abtötungsversuche mit *Fagus* fiel mir ferner auf, daß in einigen Fällen an der Grenze der abgetöteten Strecke zahlreiche Gefäßverstopfungen zu beobachten waren. Es handelte sich jetzt darum, diese Erscheinung genauer zu studieren, da ein frühzeitiges Auftreten zahlreicher Verstopfungen für die Deutung der Versuche von der größten Bedeutung ist.

Ein *Fagus*-Ast von 1,9 m Länge, mit 20 Blättern an der Spitze, wurde an der Basis auf 11 cm abgetötet. Nach 8 Tagen waren die Blätter noch völlig turgeszent. Nach 8 Tagen, als die Blattränder bereits dürr geworden waren, wurde der Ast abgeschnitten und untersucht. Gefäßverstopfungen fanden sich weder innerhalb noch außerhalb der toten Strecke[1]); die Gefäße führten Jaminsche Ketten.

Ein *Fagus*-Ast von 2,5 m Länge, mit 20 Blättern an der Spitze, wurde 1 m über der Basis auf 11 cm abgetötet. Nachdem nach 6 Tagen die Blattränder fast ganz dürr geworden waren, wurde der Ast untersucht. Es ließen sich, wie beim vorigen Beispiel, keine Gefäßverstopfungen nachweisen.

Ein *Fagus*-Ast von 2,1 m Länge mit 167 Blättern wurde an

1) Ich sehe hier ab von kleinen, äußerst spärlich vorkommenden Verstopfungen, die auch in völlig gesunden Ästen zu beobachten sind.

der Basis auf 80 cm abgetötet. Unterhalb der toten Strecke war ein Zweiglein inseriert, das 21 Blätter trug. Am folgenden Tag wurde der Ast abgeschnitten, da die Blätter oberhalb der toten Strecke bereits fleckig waren, während die Blätter des erwähnten Zweigleins keine Veränderungen zeigten. Gefäßverstopfungen waren weder innerhalb noch außerhalb der toten Strecke vorhanden.

Hieraus geht deutlich hervor, daß das Absterben der Blätter schon zu einer Zeit beginnen kann, wo Gefäßverstopfungen noch fehlen. Die folgenden Untersuchungen werden ferner zeigen, daß auch die später auftretenden Verstopfungen nicht von Bedeutung sind.

Ein *Fagus*-Ast von 2,3 m Länge, mit 204 Blättern, wurde 90 cm über der Basis auf 11 cm abgetötet. Da der Ast ziemlich dick war, und der Dampf nur kürzere Zeit durchgeleitet wurde, so schien mir eine Abtötung auch der inneren Zellen a priori zweifelhaft. Die Blätter waren denn auch nach 9 Tagen, als der Ast abgeschnitten wurde, noch vollständig turgeszent. Bei der anatomischen Untersuchung fand ich oberhalb der z. T. getöteten Strecke an einer Stelle verstopfte Gefäße in so großer Zahl, wie ich sie an den Zweigen mit verdorrten Blättern nie beobachtet hatte. Trotzdem waren die Blätter turgeszent geblieben, was eben mit dem Vorhandensein lebender Zellen zusammenhängen wird. Wir werden überhaupt sehen, daß die Pflanze — wenigstens auf eine kürzere Strecke — mit einer sehr geringen Menge von Leitungsbahnen auskommen kann, wenn nur die lebenden Zellen nicht fehlen. Im vorigen Falle führten die nicht verstopften Gefäße Jaminsche Ketten.

Wenn auch die mitgeteilten Versuche beweisend sind, so hielt ich es doch bei der Wichtigkeit der Frage nicht für überflüssig, auch noch auf anderem Wege die Bedeutung der Gefäßverstopfungen zu prüfen. Ich untersuchte zuerst anatomisch, welche Partien des Holzes zur Zeit des Verdorrens der Blätter verstopft sind, und entfernte dann an einem andern ähnlichen Zweig den Teil des Holzes, welcher der verstopften Partie entsprach. Die Versuche wurden an intakten, am Stamm befindlichen Ästen ausgeführt.

1*a*. Ein Ast von 2,5 m Länge mit 206 Blättern wurde an der Basis auf eine Strecke von 11 cm mit Dampf abgetötet. Nach 5 Tagen begann der Rand an mehreren Blättern dürr zu werden. Die anatomische Untersuchung erfolgte erst nach 26 Tagen, nachdem alles Laub vollständig dürr war. Oberhalb der abgetöteten Stelle fanden sich auf eine Länge von ca. 6 cm Gefäßverstopfungen.

Der Radius des Holzkörpers betrug 6,5 mm, innerhalb der zwei äußeren mm waren die Gefäßverstopfungen ziemlich häufig, weiter innen fehlten sie.

1*b*. Ein Ast von 2 m Länge mit 380 Blättern wurde an der Basis auf eine Strecke von 10 cm geringelt. Der Radius des Holzkörpers betrug vor der Ringelung 7,5 mm, nachher 4,5 mm. Es wurde somit bedeutend mehr Holz entfernt, als der verstopften Partie des vorigen Versuches entsprach. Zudem waren vorhin auch in dem verstopften Teil nicht alle Gefäße undurchlässig, wodurch sich die Bedingungen bei dem Ringelungsversuch noch ungünstiger gestalteten. Auch war die geringelte Strecke bedeutend länger als die verstopfte. Trotzdem waren die Blätter nach 16 Tagen — als ich die Beobachtungen abbrechen mußte — noch völlig turgeszent.

2*a*. Ein Ast von 2,1 m Länge mit 165 Blättern wurde auf eine Strecke von 8 cm mit Dampf abgetötet. Nach 3 Tagen zeigten die Blätter Flecken. Die anatomische Untersuchung erfolgte nach 20 Tagen, als die Blätter vollständig dürr waren. Über der toten Zone fanden sich in der äußeren Partie des Holzkörpers auf eine Strecke von 5 cm Länge Gefäßverstopfungen; da, wo dieselben am stärksten ausgebildet waren, nahm diese periphere Partie ca. $^1/_3$ des Querschnittes des Holzkörpers ein.

2*b*. Ein Ast von 2 m Länge mit 350 Blättern wurde auf eine Strecke von 10 cm geringelt. Die entfernte äußere Partie machte beinahe $^2/_3$ des Holzkörpers aus. Trotzdem also wieder bedeutend mehr Holz wegoperiert wurde, als im vorigen Versuch verstopft war, blieben die Blätter doch völlig turgeszent, solange ich sie beobachten konnte; es waren dies 16 Tage.

Es wurden noch mehrere ähnliche Versuche mit demselben Resultat ausgeführt, doch halte ich es nicht für nötig, dieselben hier anzugeben, da das Mitgeteilte wohl zur Genüge zeigt, daß Gefäßverstopfungen nicht die Ursache des Absterbens der Blätter sind. Wir haben gesehen:

1. daß das Absterben der Blätter schon zu einer Zeit beginnen kann, wo Gefäßverstopfungen noch fehlen;

2. daß selbst beim Vorhandensein von ausnahmsweise viel Verstopfungen das Welken ausbleiben kann;

3. daß das Wegschneiden einer Holzpartie, die der verstopften entspricht, ohne Bedeutung ist.

Im Anschluß führte ich noch einige Untersuchungen aus über den Inhalt der Gefäße in normalen Zweigen und in solchen mit

einer abgetöteten Strecke. Der Ast wurde an verschiedenen Stellen mit dem zuerst von Schwendener konstruierten Doppelzylinder durchschnitten und die Teilstücke auf Längsschnitten mikroskopisch untersucht. Die Menge und Verteilung der Luft im Schnitt wurde mit dem Zeichenapparat aufgezeichnet. Da die Größe, Zahl und Verteilung der Luftblasen in verschiedenen Schnitten in ziemlichen Grenzen schwankt, und da es mir nur auf eine Vergleichung des Inhalts zweier Zweige, nicht aber auf genaue quantitative Bestimmungen ankam, so konnte ich durch das Betrachten der nebeneinander gelegten entsprechenden Zeichnungen zu völlig genügenden Resultaten gelangen.

Ein Ast, der an seiner Basis auf 7 cm mit Dampf abgetötet worden war, wurde 2 Stunden nach der Abtötung an verschiedenen Stellen untersucht, nämlich in der Mitte der abgetöteten Strecke und weiter in Abständen von 15 cm bis zur Spitze. Die Vergleichung des Luftgehaltes in einem möglichst ähnlichen lebenden Aste, der in gleicher Weise untersucht wurde, ergab keine wesentlichen Differenzen. Die Wiederholung der Untersuchung an zwei weiteren Ästen führte zu demselben Resultat. Größe, Zahl und Verteilung der Luftblasen wechselten natürlich in den verschiedenen Schnitten, blieben aber in allen Asten zwischen annähernd denselben Grenzen. Der Einwand, das Absterben der Blätter könne auf dem Vorhandensein langer, beim Abtöten gebildeter Luftblasen beruhen, fällt somit dahin, ein Resultut, das wir schon früher auf anderem Wege erhalten hatten.

Es folgen nun einige z. T. vorläufige Versuche, in denen das Abtöten nach anderen Methoden ausgeführt wurde. Bei meinen eigenen Experimenten kam bis jetzt bloß hohe Temperatur zur Anwendung; ich verwendete nun ferner Äther, Elektrizität und tiefe Temperatur.

Versuche mit Äther.

Die ersten orientierenden Versuche wurden im Laboratorium an einem 2,5 m langen Ast ausgeführt, der mehrere Zweige trug und mit der Schnittfläche in Wasser tauchte.

An einem Seitenzweig von 53 cm Länge mit 37 Blättern wurde an der Basis auf eine Strecke von 10 cm die Hälfte des Holzkörpers weggeschnitten und die Schnittfläche etwa 1 Min. lang mit

Ather bepinselt. Nach 2 Tagen begannen die Blätter zu dorren, und nach 3 Tagen waren sie dürr.

Ein anderer Zweig von 40 cm Länge mit 18 Blättern wurde in derselben Weise behandelt; auch hier begannen die Blätter nach 2 Tagen zu dorren und waren in 3 Tagen dürr.

Es lag nun nahe, das Absterben der Blätter auf die Einwanderung des Äthers in dieselben zurückzuführen, doch zeigten sowohl einige entsprechende Experimente, wie auch eine einfache Überlegung die Unrichtigkeit dieser Annahme. Wenn auch die Geschwindigkeit, mit der das Saftsteigen erfolgt, noch nicht genügend bekannt ist, so weiß man doch, daß, wenn überhaupt Äther in nennenswerter Menge in die Blätter gekommen ist, dies bald nach dem Bepinseln geschehen sein muß, und daß daher das erst nach 2 Tagen sichtbar werdende Absterben der Blätter auf diese Weise nicht zu erklären ist.

Ein Seitenzweig von 75 cm Länge mit 45 Blättern wurde an der Basis in gleicher Weise mit Ather bestrichen, über den beblätterten Teil dagegen nach einiger Zeit eine feuchte Luft enthaltende Glocke gestülpt. Wenn nun auch die Transpiration in diesem Falle eine viel schwächere war, so hätten sich doch allfällige schädliche Folgen einer Einwanderung von Äther in die Blätter nach einer Woche bemerkbar machen müssen, besonders da der Zweig erst nach einiger Zeit unter die Glocke kam. Trotzdem waren die Blätter noch nach 14 Tagen turgeszent.

Es wurden ferner zwei Zweiglein von 4 cm Länge, von denen jedes ein Blatt trug, in Atherwasser gestellt; die Blätter waren nach 14 Tagen noch turgeszent.

Aus dem Angeführten geht hervor, daß der Ather nicht direkt schädigend auf die Blattzellen einwirkte. Aus Versuchen, die später erwähnt werden, folgt ferner, daß die vorgenommene Verletzung des Holzkörpers für unsere Frage bedeutungslos ist. Auch Gefäßverstopfungen oder andere Veränderungen konnte ich weder unter, noch in, noch über der toten Strecke auffinden; die Lumina enthielten Jaminsche Ketten.

Dieselben Experimente führte ich nun im Wald an Asten aus, die nicht losgetrennt waren. Bei einem Ast von 55 cm Länge mit 20 Blättern, bei dem an der Basis auf eine Strecke von 10 cm der halbe Holzkörper entfernt und die entblößte Stelle mit Ather bepinselt wurde, waren die Blätter in 7 Tagen dürr; bei einem zweiten Ast von gleicher Länge, gleich viel Blättern und gleicher Behandlung

war das Verdorren schon nach 5 Tagen erfolgt. Ein Ast von 2,2 m Länge mit 10 Blättern war — ceteris paribus — nach 7 Tagen dürr, ein Ast von 70 cm Länge mit 10 Blättern nach 9 Tagen; ein Ast von 1,7 m Länge mit 10 Blättern brauchte 14 Tage zum Verdorren.

Außer den schon erhobenen und widerlegten Einwürfen gegen die Beweiskraft dieser Versuche läßt sich auch die Mehrzahl der schon früher angeführten Einwände anführen. Da aber die Besprechung im wesentlichen eine Wiederholung des damals Gesagten wäre, so glaube ich sie übergehen zu können.

Abkühlungsversuche.

Bei den Abkühlungsversuchen wurde an der Astbasis ein kleines, mit entsprechenden Ausschnitten versehenes, hölzernes Kistchen angebracht, das mit Eisstückchen gefüllt und mit schlecht leitenden Tüchern umgeben wurde; der Ast kam so auf eine Strecke von 14 cm zwischen Eisstücke zu liegen. Ein auf diese Weise behandelter Ast von 70 cm Länge mit 16 Blättern war schon nach 2 Tagen halbdürr, ein anderer Ast von 60 cm Länge mit 11 Blättern nach 6 Tagen dürr. Bei einem dritten Ast von 80 cm Länge mit 8 Blättern war das Laub nach 3 Tagen beinahe verdorrt. Daß das Absterben der Blätter nicht durch eine zu starke Abkühlung der Spreiten bedingt sein konnte, folgt daraus, daß abgekühlte Blätter turgeszent blieben, falls man sie in einer dampfreichen Atmosphäre ließ. Diese Versuche wurden mit einem stark isolierten Glasgefäß ausgeführt, das Eisstücke und einen Buchenzweig enthielt, doch so, daß die Blätter nicht direkt mit dem Eis in Berührung kamen; die Wände waren mit feuchtem Filtrierpapier ausgekleidet. Andere gegen derartige Versuche zu erhebende Einwände wurden bereits bei der Besprechung der Untersuchungen Kosaroffs erwähnt.

Versuche mit dem Induktionsstrom.

Zuerst führte ich orientierende Experimente im Laboratorium aus. Als Versuchsobjekte wurden die Zweige eines 3 m langen, in Wasser stehenden Buchenastes benutzt. Um das untere und obere Ende der abzutötenden Strecke wickelte ich die einen Enden von zwei Leitungsdrähten, deren andere Enden zu einem ziemlich kräftigen Induktionsapparate führten. Gewöhnlich hatte ich auch durch den Zweig ein enges Loch gestochen und den Draht unter Reibung durchgesteckt. Es wurde immer auf ein festes Anliegen

des Drahtes gesehen, um ein Überspringen von Funken zu verhüten. Der Strom wurde mehrmals hintereinander auf einige Sekunden geschlossen. Die öftere Unterbrechung des Stromes hatte den Zweck, Erwärmungen möglichst zu vermeiden.

Ein Zweig von 50 cm Länge mit 25 Blättern wurde an der Basis in der genannten Weise auf 12 cm abgetötet, nachdem die Rinde an der betreffenden Strecke entfernt worden war. Im Verlaufe von 3 Tagen verdorrten die Blätter. Ein Zweig von 75 cm Länge mit 66 Blättern wurde in gleicher Weise behandelt; nach 6 Tagen waren die Blätter dürr. Bei einem Zweig von 1,1 m Länge mit 36 Blättern wurde der Strom 30 cm weit durchgeleitet, die Rinde aber nicht entfernt; nach 4 Tagen waren die Blätter dürr. Gefäßverstopfungen ließen sich nicht nachweisen.

Hierauf führte ich im Walde Versuche an intakten Ästen aus. Von der abzutötenden 10 cm langen Strecke wurde jeweils zuerst die Rinde entfernt. Ein Ast von 1 m Länge mit 12 Blättern, der an der Basis in der genannten Weise abgetötet worden war, verdorrte im Verlaufe von 10 Tagen vollständig. Dasselbe war der Fall mit zwei weiteren Asten, von denen der eine 85 cm lang war mit 27 Blättern, der andere 50 cm lang mit 9 Blättern.

Es ergaben somit auch diese Abtötungsversuche dasselbe Resultat, trotzdem die Methoden sehr verschieden waren.

So kommen wir denn, nach erneuter Prüfung, wiederum zum Schlusse, daß bei den verwendeten Versuchspflanzen lebende Stammzellen an der Erzeugung der Hebungskraft beteiligt sind.

II.

Im zweiten Teil möchte ich Versuche beschreiben, die eine vorläufige Orientierung erlauben über die Frage, welche lebende Stammzellen beim Saftsteigen mitwirken. Es handelt sich um Ringelungs- und Abtötungsversuche. In erster Linie sollen die bereits vorliegenden Untersuchungen einer kritischen Besprechung unterzogen werden.

Aus den bisherigen Rindenringelungsversuchen hat man bekanntlich ganz allgemein auf eine Nichtbeteiligung der Rinde am Saftsteigen geschlossen. Diese Versuche[1]) wurden in der Weise

1) Eine wenn auch nicht vollständige Zusammenstellung findet sich bei Strasburger, Leitungsbahnen, p. 515.

ausgeführt, daß man an Sträuchern und Bäumen ein zylindrisches Rindenstück entfernte. Auf die Länge dieses Stückes legte man kein großes Gewicht, denn häufig ist sie nicht angegeben; sie betrug bald 1 cm, bald 1 dm und stieg bis zu 1 m. Das Resultat war, daß bei allen untersuchten Pflanzen, mit Ausnahme von *Rhus typhinum* [1]), durch die jeweilige Rindenringelung der Wassertransport nicht gestört wurde. Wenn wir nun auch von dieser Ausnahme absehen, so läßt sich doch unschwer nachweisen, daß diese Versuche zu dem oben erwähnten Schlusse nicht berechtigen. Als Versuchspflanzen kamen z. T. hohe Bäume zur Anwendung, so daß die Länge der Ringelungszone im Vergleich zur Länge des Organs sehr gering war. Die Ringelung erfolgte meist in der Nähe des Bodens, also an der Stelle, wo der Stamm die größte Dicke hat und wo daher durch die Ringelung die Querschnittfläche die relativ geringste Reduktion erfährt. Die Experimente zeigen nur, daß die Entfernung der betreffenden Rindenzone für die Wasserzufuhr nicht in Betracht kommt, nicht aber, daß die Rinde als solche für das Saftsteigen ohne Bedeutung ist. Dies dürfte besonders deutlich werden, wenn man bedenkt, daß sich nach solchen Methoden mit derselben Schärfe „beweisen" läßt, daß die äußeren Splintschichten (wenigstens bei Splintbäumen) nicht leiten, denn nach Entfernung einer handbreiten Zone welken die Blätter bekanntlich nicht. Mit Hilfe von Einkerbungen könnte man auch „beweisen", daß beliebige Teile des Stammes nicht leiten.

Während man diesen Schluß bei den Holzringelungen und Einkerbungen nie gezogen hat, da die Unrichtigkeit zu deutlich war, beging man diesen Fehlen bei den Rindenringelungen.

Die genannte Schlußfolgerung muß um so mehr überraschen, da auch Versuche mit anderem Resultat vorliegen. Dutrochet fand, daß bei *Rhus typhinum* die über der Rindenringelung gelegenen Teile fast unmittelbar abstarben. Es ist nun allerdings möglich, daß dies — nach der Annahme von Dutrochet, der sich Strasburger anschließt — eine Folge des Austrocknens der dünnen Splintschicht sein kann, doch fehlt hierfür der Beweis, da kein Versuch vorliegt, bei welchem — ceteris paribus — nach Verhinderung seitlichen Wasserverlustes Welken ausblieb. Faivre [2])

1) Dutrochet, Mémoires pour servir à l'histoire anatomique et physiologique des végétaux 1837, I, p. 375.

2) E. Faivre, Nouvelles recherches sur le transport ascendant, par l'écorce, des matières nourricières. Compt. rend., T. 77.

brachte an holzigen Trieben von *Juglans* und *Prunus Laurocerasus* in geringer Distanz unterhalb der Zweigspitze eine Rindenringelung an. Trotzdem das nackte Holz vor Berührung mit der Luft geschützt wurde, entwickelten sich die oberhalb gelegenen Knospen nie, wenn die Ringelung vollständig war, wohl aber, wenn man eine Rindenbrücke übrig ließ. Schnitt man die Brücke durch, nachdem sich der Zweig schon etwas entwickelt hatte, so welkte er. Ferner wuchsen, nach den Angaben von Faivre, Knospen weiter, die an einem Rindenstreifen oder auf einem Rindenrohr sich fanden, bei welchem die Rinde mit Ausnahme des unteren Endes vollständig vom Holz abgelöst war[1]). In einem Falle hatte eine Knospe an einem 3 cm langen Rindenstreifen nach 2 Monaten einen beblätterten Zweig von mehr als 40 cm Länge gebildet. Eine Nachprüfung und Erweiterung dieser Versuche wäre wünschenswert, besonders im Hinblick auf die bekannten Experimente Westermaiers über die Leitfähigkeit des Parenchyms.

Wenn an der Basis eine Ringelung von 1 dm Länge schadlos ertragen wird, so ist nicht gesagt, daß dies auch für die Spitze zutrifft, und wenn eine Ringelung von 1 dm Länge die Wasserleitung nicht stört, so ist damit nicht bewiesen, daß dies bei der Ringelung von 1 oder 2 m Länge auch noch der Fall ist. Hieraus folgt, daß man die Rinde vollständig entfernen muß, falls man sich über ihre Beteiligung am Saftsteigen ein Urteil bilden will, und auch dann kann man höchstens nachweisen, daß sie zum Saftsteigen entbehrlich ist, nicht aber, daß sie unter gewöhnlichen Umständen am Saftsteigen überhaupt nicht teilnimmt.

Wenden wir uns nun zur Besprechung der Holzringelungsversuche. Diese ergaben das Resultat, daß bei Kernbäumen ein ringförmiger, bis zum Kern reichender Einschnitt Welken verursacht, während Splintbäume nach einem gleich tiefen Einschnitt turgeszent bleiben. Hieraus geht hervor, daß das Kernholz Wasser nicht in nennenswerter Menge leiten kann, dagegen ist der allgemein abgeleitete Schluß unberechtigt, daß Wasser bei Splintbäumen auch in den älteren Jahresringen in zureichender Weise befördert wird. Hierzu müßte experimentell nachgewiesen sein, daß kein Welken erfolgt, wenn nur die älteren Jahresringe zur Leitung dienen. Solche Versuche liegen aber zurzeit nicht vor. Durch die erwähnten Holzringelungen ist nur bewiesen, daß genügend Wasser

1) Die Rinde wurde hierbei immer vor Vertrocknen geschützt.

zugeführt wird, wenn die Leitungsbahnen in einer Zone von der Höhe eines Sägeschnittes auf die älteren Ringe beschränkt sind. Nun ist aber durch Versuche gezeigt, daß in dem über der Ringelung befindlichen Stammteil die Leitungsbahnen nicht auf jene älteren Ringe eingeengt bleiben, sondern sich mehr und mehr peripherisch ausbreiten, je weiter man sich von der Ringelungsstelle entfernt. Die Ausflußmenge aus einem Leitungsrohr ist aber — ceteris paribus — nicht nur von der Tiefe einer Verengerung, sondern auch von deren Länge abhängig. Ferner hat man zu bedenken, daß durch die Holzringelung nicht nur leitende Röhren, sondern auch lebende Zellen entfernt werden; es erleiden also sowohl die Leitungsbahnen als auch die hebenden Kräfte eine Einbuße, wenn in dem betreffenden Fall die lebenden Zellen der entfernteren Partie bei der Erzeugung der Hebungskraft beteiligt sind.

Strasburger gibt an, daß alle Bäume, die nach der Ringelung turgeszent blieben, noch lebenden Splint besaßen, und daß etwas lebender Splint an der Ringelung immer vorhanden war, so lange die Krone frisch blieb. Er kam zum Schlusse[1]), daß die Leitungsfähigkeit des Holzkörpers erlischt mit dem Augenblicke, wo er seine lebendigen Bestandteile einbüßt. Die mitgeteilten Beobachtungen lassen sich aber mehrfach deuten, da die Hemmung der Leitung auf verschiedene Weise hervorgerufen sein kann, und nicht ohne nähere Untersuchung zu sagen ist, ob in einem speziellen Falle Gefäßverstopfung, seitlicher Wasserverlust oder eine andere der früher genannten Ursachen die Leitung hemmte, oder ob die geschwächte Wurzeltätigkeit an dem Absterben der Krone schuld war.

Ich lasse nun die eigenen Versuche folgen. In erster Linie soll untersucht werden, ob die lebenden Rindenzellen für das Saftsteigen von Bedeutung sind. Wir haben gesehen, daß die Abtötung eines Stämmchens oder Zweiges auf 10 cm Länge genügte, um die Blätter zum Absterben zu bringen, während eine ebenso lange Rindenringelung keine nachteiligen Folgen hatte. Hieraus folgt, daß die lebenden Rindenzellen nicht allein wirksam sein können, denn sonst hätten die Rindenringelungsversuche denselben Erfolg haben müssen, wie die Abtötungsversuche. Um nun zu entscheiden, ob den Rindenzellen überhaupt ein Einfluß auf das Saft-

1) a. a. O., p. 536.

steigen zukommt, dehnte ich die Rindenringelungen auf größere Strecken aus. Die folgende Tabelle I gibt eine Zusammenstellung der diesbezüglichen Versuche. Aus derselben geht hervor, daß die Wasserleitung bis 2 Monate lang in genügender Weise erfolgen konnte, wenn nur die älteren Teile geringelt wurden. Es ist somit eine Beteiligung der Rinde beim Transport des Wassers durch die älteren Teile der Stämme, Äste und Zweige nicht nachzuweisen. Die Tatsache, daß auch bei fast vollständiger Entfernung der Rinde die Blätter über eine Woche turgeszent blieben, vermag allerdings eine völlige Nichtbeteiligung nicht zu beweisen, zeigt aber immerhin, daß eine allfällige Einwirkung der Rinde nicht bedeutend sein kann und jedenfalls auf die jungen Teile beschränkt ist.

Es handelt sich nun weiter um eine Orientierung über die Beteiligung der lebenden Holzzellen am Saftsteigen. Vor allem hielt ich es für wichtig, einige Untersuchungen anzustellen über die Bedeutung der Länge der toten Strecke, da ich hieraus einige Anhaltspunkte über das Größenverhältnis der rein physikalischen zu den vitalen[1]) Kräften zu gewinnen hoffte. Tabelle II gibt eine Zusammenstellung der an Ästen und Stämmchen ausgeführten Versuche.

Tabelle I.

Astlänge	Blattzahl	Länge der Ringelung	
2 m	240	20 cm	Die geringelte Stelle wurde mit Asphaltlack bestrichen. Die Blätter waren noch nach 1 1/2 Monaten turgeszent, begannen dann aber zu dorren.
1,3 „	68	40 „	Die geringelte Stelle wurde mit Asphaltlack bestrichen. Die Blätter waren nach 1 Monat noch turgeszent, begannen dann aber zu dorren.
1,5 „	77	60 „	Die geringelte Stelle wurde mit Asphaltlack bestrichen. Die Blätter waren nach 1 Monat turgeszent, nach 1 1/2 Monaten dürr.
1,2 „	55	67 „	Die geringelte Stelle wurde mit Baumwachs bestrichen und darauf mit Stanniol umhüllt. Als nach 2 Monaten die Beobachtungen abgebrochen werden mußten, waren die Blätter noch völlig turgeszent.
1,4 „	67	50 „	Die geringelte Stelle wurde mit Baumwachs bestrichen und mit Stanniol umhüllt. Die Blätter blieben 1 1/2 Monate turgeszent; darauf begannen sie zu welken.

1) Hierunter verstehe ich die von den lebenden Stamm- oder Astzellen gelieferten, zur Hebung des Wassers verwendeten Kräfte. Diese sind selbstverständlich physikalischer Natur.

(Fortsetzung der Tabelle I.)

Astlänge	Blattzahl	Länge der Ringelung	
1,2 m	45	90 cm	Die geringelte Stelle wurde mit Baumwachs bestrichen und mit Stanniol umhüllt. 23 Tage lang blieben alle Blätter vollständig turgeszent, nach weiteren 2 Wochen waren sie dürr.
1 "	52	1 m	Die Rinde wurde vollständig bis in die nächste Nähe der Blattstiele entfernt und die geringelte Strecke wie im vorigen Beispiel umhüllt. Alle Blätter blieben 9 Tage lang turgeszent. Als nach 17 Tagen die Beobachtungen abgebrochen werden mußten, war ein Teil der Blätter dürr, der Rest aber immer noch turgeszent.
1 "	6	1 m	Ringelung und Umhüllung wie im letzten Versuch. 8 Tage lang blieben die Blätter turgeszent und begannen darauf langsam zu welken und zu verdorren.
1,35 "	63	80 cm	Die geringelte Stelle wurde nicht umhüllt. Die Blätter blieben 2 Wochen lang vollständig turgeszent; nach 3 weiteren Tagen waren sie dürr.
1,15 "	23	75 "	Die geringelte Stelle wurde nicht umhüllt. Als nach 10 Tagen die Beobachtungen abgebrochen werden mußten, waren die Blätter noch vollständig turgeszent.
Länge des Stämmchens 1,3 m	55	55 "	Die geringelte Stelle wurde mit Wachs und Stanniol umgeben. Nach 1 ½ Monaten waren die Blätter noch völlig turgeszent, begannen dann aber ziemlich rasch zu verdorren.

Tabelle II.

Astlänge	Blattzahl	Länge der abgetöteten Strecke	
2 m	76	80 cm	Nach 4 Tagen waren die Blätter stark fleckig; nach 6 Tagen begannen sie zu dorren.
1,7 "	10	80 "	Nach 4 Tagen begannen die Blätter zu dorren, nach 6 Tagen waren sie dürr.
2,1 "	167	80 "	Die Blätter waren schon am folgenden Tage fleckig.
2,2 "	20	80 "	Nach 3 Tagen waren die Blattränder braun, die Blätter nach 5 Tagen beinahe, nach 8 Tagen vollständig dürr.
2,25 "	640	11 "	Nach 15 Tagen begannen die Blätter etwas zu welken, nach 25 Tagen waren sie dürr.
2,5 "	206	11 "	Nach 6 Tagen begannen einige wenige Blätter am Rand zu dorren, ein Zustand, der sich 1 Woche lang gleich blieb. Nach 27 Tagen waren die Blätter dürr.

(Fortsetzung der Tabelle II.)

Astlänge	Blattzahl	Länge der abgetöteten Strecke	
2,25 m	240	11 cm	Nach 15 Tagen zeigten sich Flecken an den Blättern.
2,3 „	48	11 „	Nach 14 Tagen begannen die Blattränder zu dorren, nach 18 Tagen waren die Blätter dürr.
2,1 „	490	11 „	Nach 16 Tagen wurden einige Blattränder braun, nach 18 Tagen waren die Blätter dürr oder welk.
1,4 „	270	3 „	Die Blätter blieben 16 Tage lang völlig turgeszent; nach weiteren 5 Tagen waren sie dürr. Es fanden sich nur wenig Gefäßverstopfungen.
1,5 „	480	3 „	Die Blätter blieben 20 Tage lang völlig turgeszent; hierauf verdorrten sie rasch. Oberhalb der toten Stelle fanden sich auf einer Strecke von ca. 1 cm ziemlich viel Gefäßverstopfungen.
Stämmchen			
2,1 m	120	80 „	Nach 4 Tagen waren die Blätter fleckig, nach 6 Tagen z. T. dürr.
2 „	600	11 „	Nach 13 Tagen waren die Blätter noch völlig turgeszent, nach 24 Tagen dürr.
3,6 „	630	7 „	8 Tage lang blieben alle Blätter völlig turgeszent, hierauf begannen die dicht über der abgetöteten Stelle liegenden sich zu verfärben, während die obersten auch nach 19 Tagen noch turgeszent waren. Nach 23 Tagen waren alle Blätter dürr.
4 „	240	7 „	8 Tage lang blieben alle Blätter turgeszent, nach 19 Tagen waren es die oberen immer noch; erst nach 1 Monat waren alle Blätter dürr.

Die Abtötung erfolgte immer mit Wasserdampf nach der früher beschriebenen Methode. Bei der Abtötung kürzerer Strecken verwendete ich statt des Messingrohres eine Holzrinne, die um den Ast oder Stamm gelegt und an der offenen Seite mit einem Blechschieber geschlossen wurde. Am oberen und unteren Ende verdichtete ich die Lücken mit Kork und Kitt. Für ganz kurze Strecken verwendete ich ein ⊓-förmig gebogenes Bleirohr, mit welchem der Dampf von zwei gegenüberliegenden Seiten auf den Zweig geleitet werden konnte. Die Enden des Rohres waren spaltartig zusammengepreßt, so daß der Dampf nur eine kurze Zone traf. Das Rohr wurde nach Intervallen von ca. $^1/_2$ Stunde etwas gedreht, so daß allmählich die Abtötung auf die ganze Querschnittszone sich erstreckte.

Die Versuchsresultate zeigen deutlich, daß eine Verkürzung der abgetöteten Strecke eine Verlangsamung des Absterbens zur Folge hat. War die tote Strecke 80 cm lang, so konnte das Ab-

sterben schon am folgenden Tage beginnen; jedenfalls stellte es sich am vierten Tage ein. War die tote Strecke 11 cm lang, so begann das Absterben einmal nach 6 Tagen, gewöhnlich aber erst nach 14—16 Tagen. Bei der Abtötung auf 3 cm blieben die Blätter sogar bis 20 Tage lang turgeszent. Da nach dem Abtöten die Gefäßverstopfungen mit der Zeit immer mehr zunahmen, so ließ sich nicht mit Sicherheit entscheiden, ob bei den untersuchten Ästen das Wasser über eine 3 cm lange tote Zone auf die Dauer in genügender Menge befördert werden kann. Immerhin zeigen diese Versuche, daß den vitalen Kräften im Vergleich zu den rein physikalischen eine sehr große Bedeutung zukommt.

Ich hielt es nun ferner für wichtig, zu untersuchen, ob das Resultat dasselbe bleibt, wenn die Abtötung in verschiedenen Höhen erfolgt. Tabelle III gibt eine Zusammenstellung der diesbezüglichen Versuche.

Tabelle III.

Astlänge	Blattzahl	Länge der abgetöteten Strecke	Entfernung der toten Strecke von der Astbasis	
1,9 m	20	11 cm	0 m	Die Blätter blieben 6 Tage turgeszent.
2,5 „	20	11 „	1 „	„ „ „ 3 „ „
2,2 „	20	8 „	1,1 „	„ „ „ 2 „ „
2 „	17	11 „	1,8 „	„ „ waren schon nach 3 Tagen dürr.
2,3 m	48	11 cm	0 m	Die Blätter blieben 10 Tage lang turgeszent.
2,7 „	47	11 „	2 „	Die Blätter begannen schon nach 4 Tagen zu dorren.
2,5 „	49	11 „	1,9 „	Die Blattränder waren schon nach 4 Tagen z. T. dürr.
2,5 m	206	11 cm	0 cm	Die Blätter blieben 6 Tage lang turgeszent.
2,1 „	165	8 „	70 „	„ „ „ 2 „ „ „

Hieraus geht hervor, daß das Absterben der Blätter um so rascher erfolgt, je mehr die abgetötete Zone der Zweigspitze genähert ist. Die von den Blättern ausgehende Saugwirkung ist also nicht imstande, auch nur während relativ kurzer Zeit genügend Wasser über die tote Strecke zu befördern, selbst wenn die tote Strecke der Zweigspitze sehr nahe liegt.

Es drängte sich nun sofort die Frage auf, ob nicht durch eine stärkere Saugung das Absterben verlangsamt werden kann. Zur Entscheidung stellte ich Versuche mit stark und schwach belaubten

Asten an. Da wir jedes Blatt mit einer Saugpumpe vergleichen können, so muß auch mit zunehmender Blattzahl die saugende Kraft wachsen, und es bleibt nur noch fraglich, ob die auf diese Weise erzielbaren Veränderungen der saugenden Kraft groß genug sind, um deutliche Differenzen in der Geschwindigkeit des Absterbens zu erzeugen. Die Tabelle IV gibt eine Zusammenstellung der betreffenden Versuche. Die tote Strecke befand sich jeweils an der Astbasis.

Tabelle IV.

Astlänge	Blattzahl	Länge der toten Strecke	
2,25 m	240	11 cm	Die Blätter blieben 14 Tage lang turgeszent.
2,3 „	48	11 „	„ „ wurden nach 10 Tagen fleckig.
1,4 m	270	3 cm	Die Blätter blieben 16 Tage lang turgeszent.
1,8 „	21	3 „	„ „ „ 8 „ „ „
1,5 m	480	3 cm	Die Blätter blieben 20 Tage lang turgeszent.
1,8 „	21	3 „	„ „ „ 9 „ „ „
2,1 m	490	11 cm	Die Blätter blieben 15 Tage lang turgeszent.
2,5 „	20	11 „	„ „ „ 8 „ „ „

Hieraus geht hervor, daß unter sonst gleichen Umständen der Zweig um so länger frisch bleibt, je größer die Zahl der Blätter ist. Wir werden allerdings bald sehen, daß dieser Satz seine Gültigkeit verliert, wenn die tote Strecke zu lang wird; dann vermag eben auch eine starke Saugung nichts mehr auszurichten.

Die Erscheinung, daß unter sonst gleichen Bedingungen das Absterben langsamer erfolgt, wenn die tote Strecke weiter von der Zweigspitze entfernt ist, findet eine einfache Erklärung, wenn man bedenkt, daß die Zweigachse ein Wasserreservoir darstellt. Daß dies der Fall ist, geht auch aus den in Tabelle V zusammengestellten Versuchen hervor, bei welchen Zweige abgeschnitten und nach Verkleben der Wundstelle im Wald aufgehängt wurden.

Tabelle V.

Astlänge	Blattzahl	
3 m	10	Die Blätter blieben 9 Tage lang turgeszent.
1,5 „	10	„ „ „ 5 „ „ „
0,5 „	10	„ „ „ 1 „ „ „

(Fortsetzung der Tabelle V.)

Astlänge	Blattzahl	
1,9 m	25	Die Blätter waren nach 14 Tagen dürr.
0,5 „	25	„ „ „ „ 4 „ „
3 m	10	Die Blätter waren nach 10 Tagen dürr.
1,5 „	10	„ „ „ „ 2 „ „
0,5 „	10	„ „ „ „ 1 „ „

Von diesen drei Versuchsreihen wurde jede unter denselben äußeren Bedingungen ausgeführt, so daß in jeder Reihe die Resultate vergleichbar sind. Wir sehen deutlich, daß, unter sonst gleichen Umständen, die Blätter um so länger turgeszent bleiben, je länger der Zweig ist, je mächtiger also die zur Verfügung stehende wasserführende Holzmasse ist. Da, wie der erste Versuch zeigt, die Blätter selbst an abgeschnittenen Zweigen sich 9 Tage lang frisch erhalten konnten, so ist an einem langen, schwach belaubten Ast ein spätes Absterben der Blätter auch ohne Wassertransport über die tote Strecke zu erklären.

Unter sonst gleichen Bedingungen ist derselbe Wasservorrat um so rascher verbraucht, je mehr Blätter vorhanden sind; es leuchtet daher ein, daß an abgeschnittenen, möglichst gleich beschaffenen Ästen das Verdorren um so rascher stattfindet, je größer die Zahl der Blätter ist. Eine experimentelle Bestätigung liefern die in Tabelle VI zusammengestellten Versuche.

Tabelle VI.

Astlänge	Blattzahl	
1,5 m	200	Die Blätter sind nach 3 Tagen dürr.
1,5 „	10	„ „ „ „ 9 „ z. T. dürr.
3 m	200	Die Blätter sind nach 3 Tagen dürr.
3 „	10	„ „ „ „ 9 „ ganz turgeszent.
3 m	200	Die Blätter sind nach 2 Tagen dürr.
3 „	10	„ „ „ „ 10 „ „

In einem vom Stamme nicht losgelösten, auf eine kürzere Zone abgetöteten Ast hängt nun, wie früher gezeigt wurde, die Schnelligkeit des Verdorrens von der Lage der toten Strecke ab. Derjenige Wasservorrat, der innerhalb oder unterhalb dieser Strecke liegt, ist ganz oder beinahe ganz verloren, wenn dieselbe ziemlich

lang ist; der Zweig verhält sich dann ähnlich wie ein abgeschnittener. Über eine kürzere tote Zone kann noch etwas Wasser befördert werden, aber auch nur in ungenügender Menge. Die folgenden Versuche zeigen, daß über eine 80 cm lange tote Zone keine nennenswerten Wassermengen transportiert werden können.

Tabelle VII.

Astlänge	Blattzahl	Länge der toten Strecke	
2,1 m	167	80 cm	Die Blätter wurden schon am folgenden Tage fleckig.
1,7 „	10	80 „	Die Flecken traten erst nach 3 Tagen auf.

Das Verhalten ist hier ein ähnliches wie bei den abgeschnittenen Zweigen, woraus geschlossen werden darf, daß auch die Wasserzufuhr eine ähnliche war, d. h. nicht über die tote Strecke erfolgte. Ein entgegengesetztes Verhalten hatten wir früher bei kurzer toter Zone kennen gelernt, dort war mit der größeren Blattzahl auch ein längeres Turgeszentbleiben verbunden.

Daß über eine kurze tote Strecke Wasser befördert werden kann, geht auch aus den folgenden Versuchen hervor, bei denen die über der toten Strecke gelegenen Teile einander jeweils möglichst gleich waren.

Tabelle VIII.

Astlänge	Blattzahl	Länge der toten Strecke	Entfernung der toten Strecke von d. Zweigbasis	
2,1 m	167	80 cm	0 cm	Die Blätter waren am folgenden Tage fleckig.
2,1 „	165	8 „	70 „	Die Flecken traten erst nach 3 Tagen auf.
2,2 m	20	80 cm	40 cm	Die Blattränder begannen nach 8 Tagen zu dorren.
2,2 „	20	7 „	1,1 „	Die Blattränder begannen nach 6 Tagen zu dorren.

Das Absterben erfolgte also, ceteris paribus, immer später an dem Ast mit der kurzen toten Zone.

Ich hatte auch jeweils bei meinen Versuchen die Lage des untersuchten Astes am Stamme notiert, weil es a priori nicht ausgeschlossen schien, daß die Höhe der Insertion am Stamme von Bedeutung sein könnte. Besonders da die Versuche zur Zeit des

Blutens ausgeführt wurden, mußten basale Zweige im Vorteil erscheinen gegenüber den apikalen. Die zu den Untersuchungen verwendeten Äste waren übrigens meistens 2—3 m über dem Boden inseriert, und zudem zeigten die in Tabelle IX zusammengestellten Experimente, daß die Lage keinen nachweisbaren Einfluß ausübt. Es wurden zwei Zweige untersucht, von denen der eine an der Basis, der andere in der Nähe der Spitze einer 5 m hohen Buche inseriert war. Das Bäumchen war von hohen Buchen eingeschlossen, so daß die äußeren Faktoren auf beide Zweige annähernd gleich einwirken mußten.

Tabelle IX.

Astlänge	Blattzahl	Länge der toten Strecke	Lage der toten Strecke	Entfernung des Astes vom Boden	
50 cm	21	11 cm	Astbasis	80 cm	Die Blätter blieben 1 Tag völlig turgeszent und waren in 11 Tagen dürr.
50 „	19	11 „	„	4,2 m	Die Blätter blieben 1 Tag völlig turgeszent und waren in 11 Tagen dürr.

Die Lage des Astes am Stamme hatte also in diesen Fällen keinen nachweisbaren Einfluß auf die Wasserversorgung.

Um über die Größe der Saugkraft einige weitere Anhaltspunkte zu gewinnen, rückte ich die tote Zone noch näher an die Spreite heran, indem ich den Blattstiel und meist auch ein kleines anstoßendes Zweigstück mit Wasserdampf abtötete[1]). Die betreffenden Versuche sind in der folgenden Tabelle zusammengestellt.

Tabelle X.

Länge der Spreite	Länge der abgetöteten Zweigspitze	Länge der beschädigten Spreitenbasis	
8 cm	0,5 cm	2,5 cm	Das Blatt blieb 7 Tage turgeszent.
9 „	1 „	1 „	„ „ „ 9 „ „
9 „	1 „	1 „	„ „ „ 11 „ „

1) Die Spreite wurde durch sorgfältiges Umwickeln mit nassen Tüchern geschützt. Trotzdem gelang es nicht immer, eine Beschädigung der Spreite zu verhindern. Die Stiellänge wurde nicht angegeben, da sie bei allen Versuchsblättern gleich war.

(Fortsetzung der Tabelle X).

Länge der Spreite	Länge der abgetöteten Zweigspitze	Länge der beschädigten Spreitenbasis	
8,5 cm	1,5 cm	1 cm	Das Blatt war nach dem 7. Tage, als es abgerissen wurde, noch ganz turgeszent. 5 weitere Blätter, deren Dimensionen nicht gemessen wurden, deren abgetötete Zweigstrecken aber sehr kurz waren, blieben 8 Tage lang turgeszent.
4,5 „	4 „	1,5 „	Das Blatt blieb 2 Tage turgeszent.
4,5 „	4 „	1,5 „	„ „ „ 2 „ „
5 „	1,5 „	1,5 „	„ „ „ 2 „ „
8 „	5 „	—	„ „ „ 1½ „ „
7 „	5 „	—	„ „ „ 1½ „ „
9 „	6 „	—	„ „ „ 1½ „ „

Die Bedeutung der Länge der toten Strecke geht auch aus diesen Versuchen wieder recht deutlich hervor, indem die Geschwindigkeit des Absterbens wächst, wenn das tote Zweigstück länger wird.

Die Bedeutung der Saugkraft zeigt sich in den folgenden Versuchen.

Tabelle XI.

Länge der Spreite	Länge der abgetöteten Zweigspitze	Länge der beschädigten Spreitenbasis	
8,5 cm	1,5 cm	1 cm	Das Blatt war nach dem 7. Tage, als es abgerissen wurde, noch völlig turgeszent.
5 „	1,5 „	1,5 „	Das Blatt blieb 2 Tage turgeszent.

Da in diesen beiden Versuchen sämtliche Verhältnisse, mit Ausnahme der Spreitengröße, annähernd dieselben waren, so müssen die verschiedenen Resultate durch die verschiedene Spreitengröße bedingt sein. Unter sonst gleichen Umständen wird eine größere Lamina auch eine stärkere Saugung erzeugen, so daß das gleiche Kräftedefizit für sie weniger schwer ins Gewicht fällt. Diese Saugkraft vermag auch über eine kurze, an die Spreite angrenzende tote Strecke mehrere Tage lang relativ bedeutende Wassermengen zu befördern, da das Welken in einem Falle erst nach 11 Tagen begann. Sobald aber die tote Strecke etwas länger wird, reicht

die Saugkraft nicht mehr aus, und die Spreite verdorrt in wenigen Tagen, da eben das zur Verfügung stehende Wasserreservoir außerordentlich gering ist.

Die bisherigen Untersuchungen gaben einigen Aufschluß über die Bedeutung der lebenden Zellen in den verschiedenen Höhen des Stämmchens bezw. Astes. Wir sahen, daß die basalen Zellen so gut wie die apikalen und die dazwischen liegenden notwendig sind, indem sie Kräfte liefern, ohne welche der Wassertransport auf die Dauer nicht in genügender Menge erfolgen kann. Bis jetzt wurde die zu untersuchende Querschnittszone immer vollständig abgetötet, und es war daher nicht zu ermitteln, ob allen lebenden Holzzellen eines Querschnittes dieselbe Bedeutung zukommt, oder ob vielleicht die peripheren Zellen wirksamer sind als die zentral gelegenen. Bei den folgenden Experimenten hatte ich die Absicht über diese Frage einigen Aufschluß zu erhalten.

Die Rindenzellen wurden schon früher studiert und können daher unberücksichtigt bleiben. Wir gehen von der Tatsache aus, daß nach dem Abtöten einer 10 cm langen Zone die Blätter in relativ kurzer Zeit absterben. Wenn dies in erster Linie die Folge der Abtötung der peripheren Holzzellen ist, so muß das Absterben auch erfolgen, wenn — ceteris paribus — die lebenden peripheren Holzzellen auf 10 cm Länge wegoperiert werden. Da hiermit aber notwendig eine Entfernung der betreffenden Leitungsbahnen verbunden ist, so kann der Versuch, falls er zum Absterben der Blätter führt, kein brauchbares Resultat liefern, denn es ist nicht zu sagen, ob das Entfernen der lebenden Zellen oder dasjenige der Leitungsbahnen oder beides zusammen die Ursache war. Wenn dagegen die Blätter nicht absterben, so zeigt der Versuch deutlich, daß auch ohne die entfernte Holzschicht, daher auch ohne die entfernten lebenden Zellen, genügend Wasser transportiert werden kann. Tabelle XII gibt eine Zusammenstellung der betreffenden Experimente. Die geringelte Strecke befand sich, wo nichts bemerkt ist, an der Basis und wurde mit Baumwachs und Stanniol umhüllt. In den letzten vier Versuchen fehlt die Angabe der Durchmesser, es wurde jedoch ungefähr gleich viel Holz entfernt, wie in den vorhergehenden. Um über die Bedeutung der weiter innen gelegenen Holzschichten ein Urteil zu erlangen, wurde tiefer geringelt. Die diesbezüglichen Experimente sind in Tabelle XIII enthalten.

Aus diesen Versuchen folgt, daß selbst dann, wenn nur noch die innersten Holzschichten vorhanden sind, Wasser mehrere Tage

Tabelle XII.

Astlänge	Blattzahl	Länge der Ringelung	Holzdurchmesser vor der Ringelung	Holzdurchmesser nach der Ringelung	
2,3 m	400	11 cm	12 mm	11 mm	Als die Beobachtungen nach 1 Monat abgebrochen werden mußten, waren die Blätter noch vollständig turgeszent.
1,25 „	42	11 „	8 „	7 „	Als der Ast nach 24 Tagen vom Sturm gebrochen wurde, waren die Blätter noch vollständig turgeszent.
1,5 „	200	11 „	8 „	6 „	Verhalten wie im vorigen Fall.
1,45 „	64	11 „	8 „	6 „	Als die Beobachtungen nach 1 Monat abgebrochen werden mußten, waren die Blätter noch vollständig turgeszent.
1,5 „	72	11 „	8 „	7 „	Verhalten wie im vorigen Fall.
1,8 „	310	11 „	7 „	6 „	„ „ „ „ „
1,5 „	180	11 „	7 „	5 „	Als die Beobachtungen nach 16 Tagen abgebrochen werden mußten, waren die Blätter noch vollständig turgeszent.
1,45 „	400	20 „	—	—	Die Blätter blieben 1 Monat turgeszent.
1,6 „	416	40 „	—	—	„ „ „ 26 Tage „
2,4 „	600	60 „	—	—	„ „ „ 1½ Monat „
2,3 „	540	80 „	—	—	„ „ „ 1 „ „

Tabelle XIII.

Astlänge	Blattzahl	Länge der Ringelung	Holzdurchmesser vor der Ringelung	Holzdurchmesser nach der Ringelung	
2 m	380	10 cm	15 mm	9 mm	Als die Beobachtungen nach 16 Tagen abgebrochen werden mußten, waren die Blätter noch vollständig turgeszent.
2 „	350	10 „	11 „	7 „	Verhalten wie im vorigen Fall.
1,7 „	245	20 „	—	—	Die Blätter blieben 17 Tage turgeszent.
2,1 „	310	65 „	—	—	„ „ „ 18 „ „
2 „	400	1 m	—	—	Die Blätter begannen nach 1 Woche zu welken.
					In den drei letzten Versuchen ging die Ringelung ungefähr gleich tief wie in den beiden ersten.
1,5 „	150	10 cm	10 mm	5 mm	Als nach 7 Tagen der Ast gebrochen wurde, waren die Blätter noch vollständig turgeszent.
2,1 „	350	10 „	8 „	3 „	Verhalten wie im vorigen Fall.
1,8 „	150	10 „	7 „	3 „	Die Blätter blieben 5—6 Tage turgeszent.

lang in ausreichender Weise geleitet werden kann. Ein Vergleich mit den Experimenten mit abgeschnittenen Zweigen zeigt, daß das zur Deckung der Transpirationsverluste nötige Wasser unmöglich nur aus dem oberhalb der Ringelung gelegenen Teil stammt. Wie gering in diesem Falle die Bedeutung dieses Wasserreservoirs ist, geht auch aus dem folgenden Versuch hervor, bei welchem ein 2 m langer Ast mit 81 Blättern 1,3 m über der Astbasis geringelt wurde. Der Holzdurchmesser betrug vor der Ringelung 4 mm, nachher 2 mm. Als der Ast nach 12 Tagen gebrochen wurde, waren die Blätter noch vollständig turgeszent.

Im Anschluß seien noch einige Versuche mitgeteilt, bei denen die geringelte Strecke nur ca. 1 cm lang war.

Tabelle XIV.

Astlänge	Blattzahl	Holzdurchmesser vor der Ringelung	Holzdurchmesser nach der Ringelung	
1,9 m	600	13 mm	10 mm	Als nach 1 Monat die Beobachtungen abgebrochen werden mußten, waren die Blätter noch vollständig turgeszent.
1,6 „	350	12 „	8 „	Verhalten wie im vorigen Fall.
2,1 „	580	14 „	10 „	Desgl.
2,2 „	450	14 „	8 „	Die Blätter blieben 20 Tage lang vollständig turgeszent.
1,4 „	250	10 „	4 „	Die Blätter blieben 11 Tage lang vollständig turgeszent, obschon der Ast am Tage nach der Ringelung an der geringelten Stelle geknickt und daher ein Teil des übrig gelassenen Holzkörpers zerrissen wurde.

Noch weniger hoch war die Ringelung an zwei Buchenstämmchen, die ich mit der Säge ringförmig einschnitt.

Ein Stämmchen von 8 m Höhe mit 3500 Blättern wurde an der Basis ringförmig eingeschnitten. Die Dicke des Stämmchens betrug an der betreffenden Stelle 5 cm; der Sägeschnitt ging 1,5 cm tief. Als das Bäumchen nach 53 Tagen durch einen Sturm geworfen wurde, waren alle Blätter noch vollständig turgeszent. Daß trotzdem die von der Ringelung nicht getroffenen Jahresringe auf die Dauer nicht genügend Wasser leiten können, zeigt der folgende Versuch. Ein Stämmchen von annähernd gleicher Höhe mit ungefähr gleich viel Blättern wurde an der Basis in ähnlicher Weise eingeschnitten, aber nicht nur einmal, wie im vorigen Falle, sondern mehrmals, indem vier Schnitte, die jeweils 1,5 cm tief waren, in

Abständen von je 5 cm ausgeführt wurden. Obgleich der Durchmesser des Stämmchens an der geringelten Stelle 7 cm betrug, waren die Blätter doch nach 45 Tagen bereits halbdürr.

Bis jetzt wurde immer noch ein geschlossener Holzzylinder gelassen, so daß doch wenigstens die inneren Jahresringe vollständig erhalten blieben. Bei den folgenden Versuchen ließ ich keinen einzigen Jahresring intakt. Es wurde nicht eine periphere ringförmige Partie des Querschnitts entfernt, sondern ein Sektor, der bald die Hälfte, bald $^3/_4$ des Querschnitts ausmachte. Es blieben daher von den verschiedenen Jahresringen verhältnismäßig gleich große Teile erhalten.

Bei den in Tabelle XV angegebenen Versuchen wurde die Hälfte des Querschnitts entfernt.

Tabelle XV.

Astlänge	Blattzahl	Länge der operierten Stelle	Entfernung der operierten Stelle von der Astbasis	
2,1 m	250	23 cm	70 cm	Als nach 2 Monaten die Beobachtungen abgebrochen werden mußten, waren die Blätter noch vollständig turgeszent.
2 „	160	23 „	1,2 m	Verhalten wie im vorigen Falle.

Im ersten Versuch wurde die entblößte Stelle mit Lack bestrichen, im zweiten war sie völlig nackt; trotzdem erfolgte der Wassertransport immerfort in genügender Menge.

Bei den in Tabelle XVI zusammengestellten Versuchen wurden $^3/_4$ des Querschnittes entfernt und die entblößten Stellen nackt gelassen.

Tabelle XVI.

Astlänge	Blattzahl	Länge der operierten Stelle	Entfernung der operierten Stelle von der Astbasis	
2,45 m	430	27 cm	90 cm	Als der Ast nach 14 Tagen gebrochen wurde, waren die Blätter noch vollständig turgeszent.
1,1 „	182	18 „	0 „	Als nach 1 Monat die Beobachtungen abgebrochen werden mußten, waren die Blätter noch vollständig turgeszent.
1,7 „	126	23 „	50 „	Verhalten wie im vorigen Fall.
1,9 „	250	20 „	75 „	„ „ „ „ „

Bei den Versuchen der Tabelle XVII wurde an dem übrig gelassenen Quadranten noch das Mark und der innerste Jahresring entfernt.

Tabelle XVII.

Astlänge	Blattzahl	Länge der operierten Stelle	Entfernung der operierten Stelle von der Astbasis	
1,3 m	160	10 cm	0 cm	Als nach 17 Tagen die Beobachtungen abgebrochen werden mußten, waren die Blätter noch vollständig turgeszent.
1 „	140	10 „	0 „	Verhalten wie im vorigen Falle.
1,5 „	180	10 „	0 „	„ „ „ „ „

Bei den Versuchen der Tabelle XVIII wurde an dem übrig gelassenen Quadranten die Rinde entfernt.

Tabelle XVIII.

Astlänge	Blattzahl	Länge der operierten Stelle	Entfernung der operierten Stelle von der Astbasis	
0,7 m	39	10 cm	0 cm	Die Blätter blieben 14 Tage turgeszent.
0,7 „	49	10 „	0 „	„ „ „ 8 „ „
2 „	200	10 „	0 „	„ „ „ 14 „ „

Bei den Versuchen der Tabelle XIX wurden an dem übrig gelassenen Quadranten Rinde, Mark und der innerste Jahresring entfernt.

Tabelle XIX.

Astlänge	Blattzahl	Länge der operierten Stelle	Entfernung der operierten Stelle von der Astbasis	
0,9 m	90	10 cm	0 cm	Die Blätter blieben 8 Tage turgeszent.
0,9 „	90	10 „	0 „	„ „ „ 8 „ „
1,4 „	200	10 „	0 „	„ „ „ 10 „ „

Diese Versuche zeigen aufs neue die außerordentliche Wichtigkeit der lebenden Zellen, da auch ein geringer Bruchteil der Leitungsbahnen auf einer Strecke von 10 cm zu genügender Leitung ausreicht, wenn nur die lebenden Zellen vorhanden sind, während die Gesamtheit der Leitungsbahnen nicht genügend Wasser befördert, wenn die lebenden Zellen getötet sind.

Die wichtigsten Resultate der vorliegenden Untersuchungen lassen sich in die folgenden Sätze zusammenfassen:

Alle bisherigen Versuche, die über die Frage nach der Beteiligung oder Nichtbeteiligung lebender Zellen am Saftsteigen ein Urteil gestatten, sprechen für die Beteiligung lebender Zellen.

In den untersuchten Stengeln, Stämmen und Ästen fiel den lebenden Zellen die Aufgabe zu, bei der Erzeugung der Hebungskraft mitzuwirken.

In den älteren Teilen der untersuchten Buchensprosse sind die lebenden Rindenzellen ohne Einfluß auf das Saftsteigen, und auch in den jüngsten Teilen kann eine eventuelle Einwirkung nicht bedeutend sein.

Die Mitwirkung lebender Holzzellen ist für die ganze Länge der untersuchten Pflanzen nötig.

Zur genügenden Leitung über eine decimeterlange Strecke reicht ein geringer Bruchteil der Leitungsbahnen aus, wenn in der betreffenden Partie die Holzzellen lebend sind, während die Gesamtheit der Leitungsbahnen nicht genügend Wasser befördert, wenn die betreffenden lebenden Zellen getötet wurden.

Den von den lebenden Zellen herrührenden Kraftkomponenten kommt im Vergleich zu den rein physikalischen eine große Bedeutung zu.

Diese, sowie die übrigen in dieser Arbeit erhaltenen Resultate haben natürlich nur für die Versuchspflanzen ohne weiteres Geltung und wollen daher auch nicht verallgemeinert sein.

Freiburg (Schweiz), Oktober 1905.

Über die Entwicklung des Pollens und der Tapetenzellen bei Ribes-Hybriden.

Von

G. Tischler.

Mit Tafel XV.

I. Einleitung.

Schon seit langem wissen wir bekanntlich, daß der Bildung der Sexualzellen im Tier- und Pflanzenreich ein Stadium vorausgeht, in dem eine Reduktion der somatischen Chromosomenzahl auf die Hälfte vorgenommen wird. Über die näheren Einzelheiten bestanden aber noch bis vor kurzer Zeit recht große Differenzen in den Ansichten der einzelnen Autoren. Wir brauchen nur an die für die meisten höheren Pflanzen angenommene „doppelte Längsspaltung“ zu denken und sie mit der von Weismann, Häcker u. a. vertretenen eigentlichen „Reduktionsteilung“ zu vergleichen, für die eine quere Halbierung der Chromosomen beschrieben war. Aus den cytologischen Untersuchungen der letzten Zeit wissen wir aber wohl zur Genüge, daß irgend ein prinzipieller Unterschied durchaus nicht existiert. Wir haben vielmehr die Überzeugung gewonnen, daß die Zahlenreduktion durch ein Zusammenlegen von je zwei univalenten zu einem bivalenten Chromosom erfolgt und daß je nach der Art und Weise dieses Zusammenlegens die verschiedenen Modi resultieren können. Vor allem haben uns die Stadien vor der „Diakinese“ Anhaltspunkte dafür gegeben, daß eine Fusion von zwei solchen Chromatinmassen schon vor sich gehen kann, bevor die Chromosomen selbst sich ganz fertig aus dem „ruhenden Kern“ heraus differenziert haben. Wir wollen aber nicht unterlassen, zu betonen, daß der Vorgang der Reduktion wie auch die dieser vorangehenden nuklearen Umlagerungen in allen Details durchaus nicht überall gleich zu verlaufen brauchen, sondern

daß wir unzweifelhaft mannigfache Modifikationen hier haben werden. Eine große Gefahr liegt sicher darin, die für einige zufällig gewählte Beispiele aufgefundenen Einzelheiten auch sofort für das ganze organische Reich gültig sein lassen zu wollen. So dürften wohl zB. Farmer und Moore (12) in ihrer letzten größeren Publikation nicht immer diesem Gedanken genügend Rechnung tragen. Die leisen Zweifel, die sie u. a. bei Beurteilung der von einem so guten Beobachter wie Val. Häcker beschriebenen „Postreduktion" äußern, erscheinen uns zunächst durchaus unberechtigt[1]). Hat doch neuerdings Goldschmidt (16) gezeigt, welch primitive Reduktion bei einem Trematoden *(Zoogonus mirus)* vorkommen kann: ein Zusammenlegen der Chromosomen in einer Diakinese fällt hier fort, die erste Teilung ist noch eine typische und in der zweiten wandert einfach die eine Hälfte der Chromosomen an den einen Pol, die andere an den zweiten. Macht doch auch Groß (18) darauf aufmerksam, daß bei nahen Verwandten wie zB. den Insekten offenbar starke Verschiedenheiten, was Prä- und Postreduktion anlangt, existieren. Und nun gar, wenn wir an die Einzelheiten denken, etwa an die von Farmer und Moore beschriebenen beiden „Contractions", an die frühzeitige Längsspaltung des Chromatinfadens usw.! Wir haben zunächst hier doch auch noch nicht das geringste Recht, völlige Übereinstimmung zu fordern. Erst muß die Zahl der beschriebenen Fälle doch eine weit größere sein und zwar solcher Beispiele, bei denen die Verhältnisse möglichst klar und übersichtlich liegen. Dies werden wir da am ersten finden können, wo die Zahl der Chromosomen eine möglichst geringe ist. Von diesem eben skizzierten Standpunkte aus bitte ich auch die im nachfolgenden ausgeführten Darlegungen über die Verhältnisse bei *Ribes*-Hybriden aufzufassen.

Wenige Tage, bevor ich mein Manuskript definitiv abschloß, schon lange nach Fertigstellung sämtlicher Zeichnungen, erhielt ich die aus dem Bonner Institut hervorgegangenen, von mehreren Autoren durch gemeinsame Arbeit fertiggestellten „Histologischen Beiträge zur Vererbungsfrage" (44). Die Einseitigkeit, die wir bei Farmer und Moore glaubten hervorheben zu sollen, ist hier aufs glücklichste vermieden. Man vergleiche etwa die Ausführungen

---

1) Inwieweit es Lerat (La Cellule T. 22, p. 161—199) gelungen ist, das Vorhandensein einer Präreduktion bei *Cyclops* zu beweisen, vermag man wohl ohne eigene Anfertigung von Präparaten nicht zu entscheiden. (Anm. bei d. Korr.)

von Miyake über Mono- und die von Overton über Dikotylen. In Einzelheiten sehen wir hier mitunter selbst stärkere Differenzen.

Was mich gerade die *Ribes*-Hybriden zur Untersuchung wählen ließ, waren zwei Tatsachen. Einmal hatte ich bemerkt, daß eine nicht allzu große Chromosomenzahl vorhanden war und Dikotyle mit geringer Zahl sind überhaupt erst einige aufgefunden[1]), von diesen ganz wenige genauer beschrieben. Zweitens aber hatte ich bei einer früheren Gelegenheit (46) in einem dieser Bastarde, nämlich bei *Ribes Gordonianum* Lem. = *R. aureum* Prsh. × *R. sanguineum* Prsh., eine Pflanze kennen gelernt, die absolut steril ist. Diese Sterilität ist sowohl dadurch bedingt, daß der Pollen niemals zum Austreiben gebracht werden kann (s. auch Focke [14], p. 151, 152 und de Vries [47], p. 12, 59), als auch dadurch, daß ein Embryosack nicht mehr ausgebildet wird und die dafür bestimmten Zellen früh obliterieren. Der *Ribes*-Strauch gehört zu jenen wenigen Bastarden, die einmal durch „Zufall" entstanden sind und seitdem nicht wieder. Alle vorhandenen Exemplare stammen auf vegetativem Wege von dieser Pflanze ab, die demnach mit solch einer sterilen wie zB. *Syringa chinensis* Willd. resp. *rothomagensis* Hort. (Focke [14], p. 255) verglichen werden kann. Hier sind von Juel (23) bekanntlich starke Unregelmäßigkeiten in den Teilungen des Pollens beschrieben worden.

Gelang es einen fertilen Bastard noch zu erhalten, der einen Elter mit unserem *R. Gordonianum* gemeinsam hat, so ließen sich vielleicht Unterschiede bei der Pollenbildung bemerkbar machen. Wir brauchen hierbei nur an die Rosenbergschen (35, 36) Entdeckungen bei *Drosera* zu denken.

Durch die Liebenswürdigkeit von Herrn E. Jouin in Plantières bei Metz, Direktor der „Pépinière Simon Louis Frères" wurde es mir ermöglicht, ausreichendes Material von *Ribes intermedium* Carr.

---

1) Von Dikotylen mit 10 oder weniger als 10 Chromosomen in den Gonotokonten sind bis jetzt nur bekannt (s. Strasburger [43], Coulter und Chamberlain [9] p. 82: *Rubus* und einige Leguminosen (Strasburger, Zörnig) mit 6, *Pisum* (Cannon, Strasburger) mit 7 oder 6, *Podophyllum* (Mottier, Strasburger, Overton), *Silphium* (Merrel, Land), *Campanula* (Overton), *Rosa* (Strasburger) mit 8, *Tanacetum* (Rosenberg) mit 9, *Drosera rotundifolia* (Rosenberg), *Asclepias* (Strasburger, Frye), *Crucianella* (Lloyd) mit 10 Chromosomen.

Dazu kommen noch nach Juel (Sv. Vet. Ak. Handl., Bd. 39, Nr. 4) *Crepis tectorum* mit 4, *Hieracium umbellatum* mit 9 und nach Beer (Beih. z. bot. Centralbl. Bd. 19) *Oenothera* mit 7 Doppelchromosomen. (Anm. bei der Korr.)

einzulegen, einem Bastard zwischen *R. sanguineum*[1]) und *R. nigrum*. Diese Hybride ist gegenüber der vorhin genannten fertil, wenn auch nicht übermäßig viel Pollenkörner (10—15 % nach de Janczewski [20]) schließlich gut ausgebildet sind. Das Material wurde an Ort und Stelle von mir am 5. März 1904 und am 20. März 1905 fixiert. Ich hatte das Glück, an diesen beiden Tagen bei der Menge von Knospen der allerverschiedensten Größe sämtliche Stadien in größerer Anzahl zu bekommen, und zwar am ersten Termin die Phasen des „ruhenden“ Kernes bis zur Synapsis, am zweiten die von der Synapsis bis zur fertigen Entwicklung des Pollens.

Außerdem konnte ich in Plantières auch noch am zweiten Tage einige Knospen von *Ribes Schneideri* Maurer einlegen, einem Bastard zwischen *R. grossularia* L. und *R. nigrum* L. (s. de Janczewski [20], p. 7). Hier gingen die Stadien leider nie weiter als bis zur Synapsis. Der Pollen ist völlig steril.

Das übrige Material wurde in Heidelberg fixiert, von *R. Gordonianum* natürlich eine möglichst große Zahl der verschiedenaltrigen Knospen, desgl. um wenigstens einen der Elter genauer studieren zu können, von *R. sanguineum*. Von den übrigen Eltern fixierte ich nur einzelne Anfangsstadien, doch werden wir auf deren Betrachtung verzichten können, weil sie keine Verschiedenheiten gegenüber *R. sanguineum* bieten.

Nur wenige Worte noch über die Technik.

Fixiert wurden die Knospen ausnahmslos mit Flemmings Gemisch nach dem Rezept: Chromsäure 1,8 g, Osm.-Säure 0,5 g, Eisessig 12 ccm, Wasser 420 ccm, dann wurden sie in der üblichen Weise in Paraffin übergeführt und in 5—7,5 μ dicke Schnitte zerlegt. Es war hierbei sehr angenehm, daß die nicht übermäßige Größe der Kerne es erlaubte, die Chromosomen in sehr vielen Fällen alle in den verschiedenen optischen Ebenen eines einzigen Schnittes zu studieren. Die Färbung wurde fast ausschließlich mit Eisenalaun-Hämatoxylin (nach dem „Kieler Verfahren“, Strasburger [41], p. 70) vorgenommen; die Flemmingsche Färbung erwies sich als

1) de Janczewski (20) bemerkt dazu, daß *R. intermedium* Carr. = ♀ *R. albidum* Paxt × ♂ *nigrum* L. sei. Während aber allgemein erstere als Varietät von *R. sanguineum* betrachtet wird, meint er, sie als solche von *R. glutinosum* Benth. auffassen zu sollen, „espèce souvent confondue avec le *R. sanguineum*, mais plus robuste et à fleurs plus pâles“. Herr Jouin äußerte mir gegenüber, daß er nach wie vor alles für *sanguineum*-Formen halte. In jedem Falle steht *R. glutinosum* dem *R. sanguineum* sehr nahe.

ganz beträchtlich schlechter. Ich differenzierte jedes Präparat einzeln und kontrollierte diesen Prozeß unter dem Mikroskop. Das Auswaschen in Eisenalaun wurde meist beendet, wenn nur noch die Nukleolen oder die Chromosomen der sich teilenden Kerne schwarz gefärbt waren. Das Chromatin im Ruhezustande des Kernes hatte, außer kleineren schwarzen Körnchen, dann bloß violette Töne oder war ganz farblos geworden. Nachgefärbt wurde entweder mit Lichtgrün oder mit Säurefuchsin, meist mit letzterem, das ausgezeichnet scharf die Chromatinköınchen in der Synapsis, dem Spirem usw. erkennen ließ. Lichtgrün war zwar auch recht brauchbar, trat aber hinter dem Säurefuchsin zurück.

Ein solches Nachfärben nach der Hämatoxylin-Behandlung halte ich für ungemein wichtig. Es wird immer in der Botanik noch nicht so häufig angewendet wie in der Zoologie. Von den vier vorhin genannten Bonner Forschern hat zB. nur Overton mit Gentianaviolett so operiert. Doch scheint mir dieser Farbstoff weniger zum Differenzieren geeignet zu sein, wie die von mir angewendeten.

Schließlich will ich noch an dieser Stelle bemerken, daß bei so prinzipiell wichtigen und dabei oft bis zu einem gewissen Grade dem subjektiven Empfinden des Beobachters unterworfenen Dingen, wie zB. bei Zählung der Chromosomen, Beurteilung der Reduktionsspindel, Auftreten von Chromidialsubstanz u. a. m. Herr Geheimrat Pfitzer die große Liebenswürdigkeit hatte, unabhängig von meinen Zeichnungen, eine Kontrolle vorzunehmen. Auf diese Weise glaube ich eine möglichst große Objektivität erreicht zu haben. Außerdem bin ich Herrn Geheimrat Bütschli zu Dank verpflichtet, der mich bei meiner Arbeit dadurch unterstützte, daß er mir ein stärkeres Zeißsches Immersionssystem auf einige Zeit lieh.

II. Pollenentwicklung.

a) Cytologische Befunde.

Wir wollen mit unserem fertilen Bastarde, mit *Ribes intermedium* beginnen.

Von Wichtigkeit war es zunächst, die Zahl der Chromosomen in den vegetativen Zellen festzustellen. Es gelang dies relativ leicht, wie aus Fig. 1 und 2, Taf. XV hervorgeht. In den beiden abgebildeten Fällen waren mit aller Sicherheit 16 Chromosomen zu

zählen; von Fig. 1 bemerke ich noch, daß die verschiedenen Bilder aus den einzelnen optischen Ebenen eines Schnittes genommen waren. Mehrfach ist neuerdings wieder die Frage aufgeworfen (Farmer und Miß Shove [13], Strasburger [40, p. 77 und 44, p. 17 ff.]), ob bei den somatischen Zellen wirklich die Chromosomenzahl ganz konstant sei oder nicht, und die Autoren entscheiden sich für letzteren Fall. Von irgendwelcher prinzipieller Bedeutung wäre aber diese Tatsache nicht, da vielfach wie zB. in den Endospermen mit fusionierenden Kernen das ganze Gewebe dem Untergang geweiht ist, vielfach auch nur unseren technischen Mitteln es nicht gelingen mag, eine Trennung zweier miteinander verbunden bleibender Chromosomen nachzuweisen. Wichtig ist nur die absolute Konstanz der Zahl in den Sexualzellen, und dies sei auch besonders gegen die Ausführungen von Jost (22), p. 463 gesagt. Demgegenüber erfordert die Beobachtung von Němec (31), daß unter Umständen bei Verschmelzung in vegetativen Zellen der Wurzel eine Reduktion auf das Normalmaß stattfindet, ein erneutes Studium.

Bei unserem *Ribes* zählte ich nur einmal sicher in einer unverletzten Zelle 12 Chromosomen, glaube im übrigen aber, daß die Zahl 16 ziemlich gut eingehalten wird. Auf die Abweichungen bei den Tapetenzellen werden wir am Schluß der Arbeit einzugehen haben. —

Der Kern der Pollenmutterzellen besitzt anfangs das gleiche feine, mit Körnchen versehene Waben- oder Netzwerk, das auch die Kerne der somatischen Zellen aufweisen. Die in den Ecken der Waben vorhandenen stärker färbbaren Gebilde scheinen mir wie auch anderen Beobachtern granuläre Einlagerungen zu sein. Sie liegen zunächst hauptsächlich an der Peripherie des Kernes, während das (Linin-)Netzwerk selbst sich auch ohne stärker tingierbare Gebilde nach dem Innern erstreckt. Die Zahl der „Körnchen" wechselt durchaus, wie das neuerdings zB. Strasburger wieder betont. Dabei macht auch jetzt schon das ganze Liningerüst den Eindruck eines Fadensystems, weil die Wabenwände nicht in allen Richtungen gleich stark ausgebildet erscheinen.

Die Fig. 3—5, Taf. XV zeigen sodann, daß sich die „Fäden" etwas straffer spannen und die dunkleren Körnchen sich allmählich mehr nach der Mitte zu ansammeln. Man unterscheidet jetzt deutlich in einer nicht färbbaren Grundsubstanz kleinere und größere „Chromatin"-Körnchen. Zweierlei konnte ich mit Gewißheit an meinen Objekten finden: erstens, daß die Fäden an-

nähernd regelmäßig „perlschnurförmig" aussehen, und zweitens, daß eine Längsspaltung von einer Körnchenreihe in zwei nebeneinander liegende, wie sie Farmer und Moore angeben, hier nicht vorkommt. Zu dem ersten Satz wäre noch zu bemerken, daß ich zunächst, als ich einige Präparate nur mit Hämatoxylin-Lichtgrün gefärbt hatte, an das Vorhandensein besonderer „Gamosomen" glaubte, wie sie Strasburger (42) in seiner vorjährigen Mitteilung beschrieb. Denn nur die größeren Granula hatten sich gefärbt, die kleineren waren völlig untingiert geblieben. Bei Säure-Fuchsin-Präparaten überzeugte ich mich dann, daß dies irrtümlich sei. Eine Vereinigung der Körnchen zu wenigen „Prochromosomen" im Sinne Overtons kommt bei *Ribes* durchgängig jedenfalls nicht vor.

Die so wichtige Frage, ob die Individualität der Chromosomen von der letzten somatischen Teilung her erhalten geblieben ist oder nicht, läßt sich für unser Objekt nicht exakt lösen. Es ist möglich, daß in jedem der stark färbbaren Punkte (Fig. 4 und 5) ein Chromosomen-Mittelpunkt zu sehen ist, der nicht alveolisiert wurde, im Sinne von Rosenberg (37) und der Bonner Forscher. Da aber die Zahl, wie ich schon hervorhob, hier nicht konstant ist, können wir mehr als eine Vermutung nicht aussprechen. Natürlich läßt sich auch daraus kein Grund gegen die Individualität erbringen und abgesehen davon, daß bei weitgehender vorheriger Alveolisierung die Struktur unserem Auge ganz unkenntlich werden kann, eine Reihe schwerwiegender theoretischer Gründe (s. die Zusammenfassungen von de Vries [48], Boveri [4], Strasburger [44]) für die dauernde Erhaltung der Chromosomen ins Feld geführt werden kann. Val. Häcker (19) hat ja übrigens vor kurzem darauf aufmerksam gemacht, daß bei einer am Schluß jeder Mitose stattfindenden Alveolisierung mit nachfolgender Verdichtung mit ebenso viel Recht gesagt werden kann, daß die neuen Chromosomen zu den alten im Verhältnis der Tochter zur Mutter stehen.

Die eben geschilderten Stadien sind als Vorbereitungen für die sogenannte „Synapsis"-Phase aufzufassen, eine Phase, die bis noch vor kurzem als Kunstprodukt betrachtet, jetzt plötzlich die allgemeine Aufmerksamkeit auf sich gelenkt hat (s. Literatur hierüber besonders bei Overton [44, p. 130 ff.). Von irgendwelchen zwei „Contractions", wie sie Farmer und Moore beschrieben, kann ich bei meinem Objekte nichts finden. Vielmehr schließe ich mich durchaus Grégoire (17), Berghs (2, 3), Rosenberg (38) und den Bonner Forschern an. Den Vorwurf der beiden englischen

Autoren gegen Grégoire (p. 517), daß er mehrere Phasen in eine vermischt hätte, halte ich bei *Ribes* für unbegründet. Von den Bonner Verfassern weiche ich darin ab, daß diese eine fädige Anordnung in den Kernsubstanzen erst etwas später beschreiben. Doch dürfte das ein untergeordneter Differenzpunkt sein. Auch in dem zweiten oben angeführten Falle bezüglich der „Prochromosomen“ ist eine starke Differenz nicht festzustellen, weil einmal nicht alle vier Bonner Beobachter das Gleiche sahen und dann auch ich zuweilen, wie zB. in Fig. 5, annähernd genau acht dunkel färbbare Flecke hatte, wohin sich die Strasburgerschen „Pangenosomen“ als zu ihren „Gamozentren“ hätten begeben haben können.

In der Synapsis wird bekanntlich der Nukleolus ganz an eine Seite gedrängt und erhält dabei oft eine abgeplattete Form. Die Chromatinfäden werden nun aber annähernd gleichmäßig dick und zeigen die bekannte perlschnurförmige Gestalt. Die stärker färbbaren Ansammlungen sind verschwunden, ihre Substanzen offenbar längs den Fasern verteilt. Strasburger (44, p. 37) glaubt, daß hierbei die einzelnen Chromatinpartikelchen (Pangene) eine ganz bestimmte gesetzmäßige Stellung erhalten. Wo die Fäden an der Kernwand ansetzen, findet man häufig doch schon zwei nebeneinander liegende (Fig. 6, Taf. XV), die nach der Mitte gezerrt erscheinen und dabei eine λ-Form annehmen. Fig. 7 und 8, Taf. XV zeigen uns nun das Synapsisstadium auf dem Höhepunkt. Die Fäden sind dicht miteinander verschlungen und lösen allmählich alle Beziehungen zur Kernwand, die übrigens hier sehr undeutlich wird. Die Schlingen sind dabei etwa doppelt so dick als vorher die Fäden und haben hier und da völlig die Unterschiede zwischen schwächer und stärker färbbarer Substanz verloren. Fig. 9 zeigt uns das Bild einer Embryosack-Mutterzelle auf dem gleichen Stadium, beiläufig gesagt, dem spätesten, das ich in meinem Material aus Plantières für die Embryosack-Entwicklung fand.

Wie kommt nun diese Verdickung zustande? Die Annahme einer Kontraktion des Fadens genügt sicher nicht. Von einer Reihe von Forschern ist neuerdings hier das Zusammenlegen von zwei parallelen zu einem einzigen Faden beobachtet (Literatur s. Strasburger 44, p. 38 ff.). Dies Verschmelzen zweier „Gamomiten“ zu einem „Zygomiten“ braucht dabei nicht überall zur selben Zeit stattzufinden. Auch ich muß mich diesen Autoren anschließen, und verweise dafür auf Bilder wie Fig. 7. Namentlich da, wo die Schleifen ziemlich isoliert liegen, finden wir je zwei

Fäden nebeneinander oder X-förmig umschlungen, stellenweise völlig verschmolzen. Davon, daß zwei vorher gewissermaßen „prädestinierte" Stücke miteinander fusionieren, kann man allein nach den Figuren sich nicht überzeugen[1]). Es kann vielmehr nur aus theoretischen Gründen gewünscht werden. Während des engen Verschlungenseins könnte nun möglicherweise ein Stoffaustausch erfolgen, wie das de Vries zuerst angenommen hat. Auf die theoretische Wichtigkeit dieser Frage werden wir noch weiter unten einzugehen Gelegenheit haben.

Der Knäuel wird bald lockerer, wie Fig. 10 uns erkennen läßt, und geht so in das „Spiremstadium" über. In einer großen Anzahl von Fällen haben wir noch das (zusammenhängende?) Spiremband in der Dicke vor uns, wie wir es eben in der Synapsis verlassen haben. Aber je mehr wir uns der Diakinese nähern, desto mehr erhalten wir Bilder wie Fig. 11, bei denen eine Spaltung des Fadens in zwei zu beobachten ist (= *Strepsinema*).

Es war mir sehr interessant, bei Grégoire (17), Berghs (2, 3), Allen (1), Rosenberg (38) und auch den Bonner Autoren (44) ganz die nämlichen Bilder zu finden. Farmer und Moore (12) weichen dagegen auch hier von unseren Angaben ab.

Es erfolgt nun unter starker Kontraktion des Chromatinfadens ein Zerfall in die einzelnen Chromosomen und zwar in acht zu zweien zusammenliegende (Fig. 12). Natürlich kann man aus den Bildern nicht ersehen, ob diese Paare schon vorher morphologisch gut voneinander abgegrenzt sind und nur für unser Auge die Grenzen vielleicht verwischt waren. Die Doppelchromosomen lagern sich meist an der Peripherie des Kernes und sind niemals alle gleich

---

1) Juel weist in seiner neuesten Abhandlung (Sv. Vet. Ak. Handl., Bd. 39, No. 4, p. 16) ausdrücklich darauf hin, daß dies Verschmelzen von zwei Fäden nicht überall zu der gleichen Zeit zu geschehen braucht. Nur erscheint mir die Ansicht dieses Autors unberechtigt, eine besonders große Schwierigkeit in der Fusion während der Synapsis zu sehen. Denn wir vermögen die Vorgänge, wie die beiden Fäden sich genau an den korrespondierenden Stellen aufsuchen, uns überhaupt so schwer vorzustellen, daß mir hier ein etwas größerer oder geringerer Grad von Schwierigkeit nicht wesentlich mitzusprechen scheint. Freilich wäre diese erheblich verringert, wenn wir mit Juel und Strasburger (Die stofflichen Grundlagen der Vererbung im organischen Reich. Jena 1905, p. 37) annehmen, daß wir bereits in allen vorsynaptischen Stadien es stets mit Doppelstrukturen zu tun haben. Für unser Objekt kann ich dafür leider keine uns sichtbar werdenden morphologischen Anhaltspunkte konstatieren, doch will ich damit keineswegs auf ihr tatsächliches Nichtvorhandensein schließen, weil nicht alle Objekte gleich günstig sein dürften, die Frage zu entscheiden. (Anm. bei d. Korr.).

lang, doch trifft dies für die beiden korrespondierenden Hälften eines Paares zu. Von verschiedenen Seiten hat man hier bekanntlich ein Zusammenlegen eines ♂ und eines ♀ Chromosomen angenommen. Die Bilder, die *Ribes intermedium* bietet, sind etwa X (Fig. 12, Chr. 2, 5), |⊃ (4,6), ‾\ (3) und ähnliche, seltener O. Aus ihnen folgt schon, daß einzelne bei ihrer Trennung später eine „Längs-", andere eine „Quer"spaltung aufzuweisen scheinen. Für ein Zusammenlegen von zwei Chromosomen durch Faltung des Fadens, wie Farmer und Moore dies wollen, fehlen hier alle Anhaltspunkte.

Die Kernwandung verschwindet nun gänzlich, in üblicher Weise treten die Spindelfasern an die isolierten Chromosomenpaare. Diese kontrahieren sich noch und liegen nun oft mit ihren beiden Hälften genau als || (Fig. 13, Chr. 6, 7) oder V aneinander. So werden sie allmählich in die Äquatorialplatte eingeordnet und gleichzeitig beginnt ein Auseinanderweichen der beiden Schenkel bis zur Form von Doppelstäbchen in der Weise ||, |/, ⊥, ¦. Fig. 15 zeigt uns eine Äquatorialplatte von oben gesehen. Hier sind mit absoluter Sicherheit immer die acht Chromosomen zu zählen. (In Fig. 13 lag Chrom. 8 in einer etwas höheren optischen Ebene schräg über Chr. 3 und 6 und wurde nicht miteingezeichnet). Da in diesem Stadium die 8 Paare (aus räumlichen, wohl nicht aus irgendwelchen „Polaritäts"-Gründen) oft annähernd regelmäßig :::: liegen, sind bei der nun folgenden Metakinese von der Seite gesehen nur je 4 Paare zu beobachten. Wir sehen ein solches Auseinanderweichen in Fig. 16 und 17. In geradezu typischer Form kann man hier die „Doppelstäbchen" finden, die dann in der Mitte quer durchreißen. Stets waren einige darunter, die noch zusammenhingen, während der Rest bereits getrennt war. Dabei macht das Ganze den Eindruck, als ob man einen sehr viskosen Faden von den Enden her auseinanderzieht. Wie Fig. 18 zeigt, wechseln dicke und dünne Stellen dabei miteinander ab. Die heterotype Teilung ist aber hier wie auch sonst bei den Pflanzen eine Reduktionsteilung, die wegen der Form ihrer Chromosomen eine schematische Einfachheit aufweist.

In den Anaphasen macht sich, wie das ja ein Charakteristikum der heterotypen Spindel ist, bereits die Längsspaltung für den nächsten Teilungsschnitt bemerkbar. Wenn diese ganz typisch verliefe, müßten die Chromosomen ‖ in ^/v umgewandelt werden. Bei

Ribes sah ich aber nur eine schwache Andeutung einer Spaltung an einem oder beiden Enden der Chromosomen, die dadurch hier besonders „angeschwollen" aussahen; eine völlige Trennung der beiden Hälften außer an diesen Enden findet noch nicht statt.

Übrigens geht aus der vorhandenen Literatur hervor, daß diese Scheidung durchaus nicht überall an der gleichen Stelle sich bemerkbar macht. Denn Strasburger und Ethel Sargant (40) haben schon vor Jahren angegeben, daß sie selbst bereits in der Diakinese sich einfinden kann. Und die berühmten „Vierergruppen" sind auch nur durch eine sehr frühzeitige Trennung zu erklären.

Sind die Chromosomen an den beiden Polen angelangt, rekonstruieren sich die Tochterkerne (Fig. 19). Es beginnt wahrscheinlich ein Alveolisierungsprozeß, doch geht dieser nie so weit wie in den somatischen Kernen, und „verdichtet gebliebene" Partien lassen sich deutlich immer in der Zahl der Chromosomen erkennen. Ein völliger „Ruhezustand" des Kernes wird somit überhaupt nicht erreicht, vielmehr folgt gleich die zweite — homöotype — Teilung. Fig. 20 zeigt uns einen Kern in deren Prophase. Die beiden Längshälften liegen hier schön parallel nebeneinander.

Spindelbildung und Mitose sind ganz normal. Fig. 21 und 22 veranschaulichen uns einige Phasen davon. In der Aquatorialplatte (von oben betrachtet Fig. 21*a*) sieht man die fast punktförmigen, mit Hämatoxylin tiefschwarz gefärbten 8 Chromosomen sich aus dem umgebenden Plasma abheben. Fig. 21*b* zeigt uns die Chromosomen in Λ- oder ⋌-Form. Fig. 22 endlich gibt uns ein Bild der Telophasen. Von nebensächlicher Bedeutung ist die Tatsache, daß hier und da Abnormitäten in der ungleichmäßigen oder ungleichzeitigen Verteilung des Chromatins vorkommen.

Je nachdem die beiden Spindeln in einer Zelle zueinander gekreuzt oder parallel liegen, erhalten wir Bilder wie Fig. 23 oder 24 als Tetradenansichten; doch sind erstere häufiger als letztere. Die Rekonstruktion der Kerne, die Trennung der 4 Tetradenzellen voneinander und die Ausbildung zu den fertigen Pollenkörnern dürfte nichts Interessantes weiter bieten.

Gehen wir jetzt zu den

sterilen Bastarden

über. Es mag zuerst das Wenige gesagt sein, was ich über *Ribes Schneideri* (= *R. grossularia* × *nigrum*) angeben kann.

In Fig. 25 haben wir einen noch ruhenden Kern, der aber schon in Vorbereitung zur Synapsis begriffen ist. Die perlschnur-

förmige Anordnung der Chromatinscheiben ist auf diesem Stadium bereits gut zu verfolgen. Der runde Nukleolus liegt noch annähernd in der Mitte. Fig. 26 weist uns dann eine Synapsisphase auf. Die Chromatinfäden befinden sich zusammengeknäuelt um den seitlich gedrückten Nukleolus. An einer Stelle setzt ein Faden noch an der Wand an und läßt hier durchaus keine Längsspaltung erkennen. Wir haben somit bei dieser sterilen Pflanze ganz die nämlichen Verhältnisse wie bei dem fertilen *Ribes intermedium*.

Eingehender wollen wir uns nun befassen mit dem oben schon vielgenannten Bastarde *Ribes Gordonianum*.

Ich will gleich vorwegnehmen, daß zu meinem großen Erstaunen die Teilungen zum sehr großen Teile absolut normal vor sich gehen. Der Grund der Sterilität liegt hier nicht in irgendwelcher „Repulsion" von mütterlichen und väterlichen Chromosomen, sondern in den Verhältnissen des Cytoplasmas.

Denn es ist auffallend, daß bei sonst gut fixierten Präparaten eine recht starke „Kontraktion" des protoplasmatischen Inhaltes ganz allgemein auffiel. Man vergleiche einmal Fig. 29 und 30 mit den gleichen Stadien 14—17 von *R. intermedium*! Die Fixierung und Einbettung war bei beiden Pflanzen ganz in der nämlichen Weise gemacht. Ich kann diesen sehr in die Augen springenden Unterschied zwischen beiden somit für kein Kunstprodukt halten, besonders wenn wir berücksichtigen, daß auch in den ausgewachsenen Pollenkörnern ungemein viele „taub", d. h. fast ganz ohne Plasma sind. Auf die theoretische Verwertung dieses Fundes haben wir unten ausführlich einzugehen.

Um Wiederholungen zu vermeiden, können wir die Schilderung der beiden Kernteilungen von *R. Gordonianum* eng an das bei *R. intermedium* Gesagte anschließen. Wir haben anfangs ein Maschenwerk und Grana in den Ecken, aus dem sich ein körniger Faden und weiterhin die Chromatinschlingen der Synapsis herausdifferenzieren. Fig. 27 gibt uns davon ein Zwischenstadium, Fig. 28 ein Bild, in dem das Aneinanderlegen von zwei Körnchenreihen zu einer und deren Verschmelzung zu einem dicken Faden gezeigt wird. Spirem und Diakinese mit den 8 Doppelchromosomen sind auch genau wie bei *R. intermedium*. Ein Bild der Aquatorialplatte der Reduktionsspindel haben wir in Fig. 29 (von oben gesehen), und die Metakinese in Fig. 30 und 31. Auch das quere Auseinanderreißen der Doppelstäbchen und das mitunter noch längere Festhaften in der Mitte ist bei beiden Bastarden gleich.

Die Tochterkerne kommen auch hier nicht zur völligen Ruhe, die homöotype Teilung folgt vielmehr unmittelbar der heterotypen. In einigen Zellen haben aber Unregelmäßigkeiten in der Anordnung des Chromatins zur Bildung von mehr als zwei Tochterkernen geführt, die sich dann für sich teilen können. Einen solchen Fall haben wir in Fig. 32, in deren oberer Zelle wir außer der einen normalen auch eine „Doppelspindel" haben. Solche Bilder sind bei Bastarden schon mehrfach beobachtet. Es ist gewiß nicht ohne Bedeutung, daß Guyer, Metcalf, Cannon u. a. (zit. bei Val. Häcker 19) das Gleiche fanden. Bei Juel (23) werden Ausstoßungen einzelner Chromosomen ins Plasma und überzählige Kerne beschrieben. Auch derartiges ist in unserer Fig. 32 (untere Zelle) zu sehen. Jedenfalls sind aber alle diese Abnormitäten hier nicht die Regel und treten vor allem in keiner bestimmten Gesetzmäßigkeit auf. An irgend welche reinliche Trennung der ♂ und ♀ Chromosomen resp. „Merkmalspaare" würde man daher selbst bei solchen Fällen nicht denken können.

Wir betonten eingangs aber, daß weder wir noch andere auch nur ein einziges Pollenkorn zum Austreiben bringen konnten. Schon daraus können wir sehen, daß als der wesentliche Grund der Sterilität nicht die Verhältnisse im Kern resp. den Chromosomen, sondern die im Cytoplasma zu suchen sind.

Ein Blick auf Fig. 33 lehrt uns sodann, daß die Tetraden im großen und ganzen zunächst normal aussehen. Einzelne degenerierte sowie überzählige Pollenkörner ändern daran nicht viel. Dafür, daß letztere auch bei einer Reihe Nichthybrider vorkommen, siehe Coulter und Chamberlain (9), p. 125/126.

Wenn aber die Pollenkörner definitiv fertig gestellt sind, machen sich in ihrer Größe und Form große Unterschiede bemerkbar. In Fig. 34 haben wir (nach dem Leben gezeichnet) eine Serie der allerverschiedensten Gestalten; bei *a* noch eine anscheinend normale, und dann alle möglichen Abstufungen bis zu solch tauben Gebilden wie *b*. Mikrotomschnitte durch diese Stadien ergaben überall einen Kern mit ruhendem Chromatin und normalem Aussehen. Dagegen war fast konstant viel zu wenig Plasma zu sehen!

Bei den neuerdings auf ihre Cytologie hin untersuchten Bastarden haben wir demnach folgende Reihe, wenn wir von den Cannonschen (6) Bastarden zwischen verschiedenen Rassen der Erbse hier absehen und nur die Hybriden zwischen verschiedenen Spezies berücksichtigen.

	Spezies	Beobachter	Tetradenteilung	Pollen	Chromosomenzahl nach Reduktion
1.	*Gossypium Barbadense* × *G. herbaceum*	Cannon (5)	normal	fertil	28
2.	*Ribes intermedium*	Verf.	"	schwächer fertil	8
3.	*Cytisus Adami*	Strasburger (44)	"	fertil (E. S. steril)	24
4.	*Ribes Gordonianum*	Verf.	"	steril	8
5.	*Drosera longifolia* × *rotundifolia*	Rosenberg (35, 36)	so weit möglich, normale Bindung d. Chromosomen	"	Eltern 10 resp. 20
6.	*Alchimilla cuneata*	Strasburger (43)	normal, vielleicht nicht allseitige Bindung in der Diakinese[1])	fertil	32
7.	*Syringa chinensis* = *S. rothomagensis*	Juel (23)	viele anormale Chromosomen; Bindung in Diakinese fehlt[2])	steril	viele (Zahl nicht bekannt)

1) Strasburger, p. 187: Einige Male schien die Zahl etwas größer zu sein, als wenn überall je zwei Chromosomen zusammengetreten wären.

2) Juel, p. 648 „Ich vermute, daß das Prophasen-Stadium keine rechte oder normale Diakinese ist". Dafür sprechen auch die Abbildungen.

Als Endglieder dieser Reihe würden sich die cytologisch noch nicht untersuchten Bastarde hier anschließen, die überhaupt kein einziges Pollenkorn mehr ausbilden. Hierher gehören zB. nach den Befunden von Jenčič (21) *Saxifraga Braunii* Wiemann = *S. muscoides* Wulf × *S. tenella* Wulf und *Cirsium affine* Tausch = *C. oleraceum* (L.) Scop. × *C. heterophyllum* (L.) All.

Nicht in obige Übersicht einordnen konnte ich die Beobachtungen von Guyer bei *Canna-* und die von Metcalf bei *Gladiolus*-Hybriden, da mir weder die betr. Arbeiten noch genügende Referate zur Verfügung standen.

b) Theoretische Erörterungen.

Aus der eben gegebenen cytologischen Schilderung ist zu ersehen, daß wir uns in den Hauptpunkten den Ausführungen von Berghs, Grégoire, Rosenberg und den Bonner Autoren anschließen. Nur untergeordnete Differenzpunkte, wie das frühe Auftreten von fädigen Systemen im ruhenden Kerne, das späte Erscheinen der Längsspaltung in den Anaphasen der heterotypen Spindel, sind vorhanden.

Es liegt wohl kein Bedürfnis vor, zumal nach den Bonner Untersuchungen, bei denen die vorliegende reiche und nicht immer erfreulich zu studierende Literatur ausgiebig berücksichtigt wird, hier lange literarische Vergleiche anzustellen. Einige theoretisch wichtige Punkte verdienen aber eine Besprechung im Zusammenhange. Dies wird in allererster Linie nötig sein, was unser Hauptresultat anlangt, daß nämlich trotz absoluter Sterilität bei dem einen Bastard *(R. Gordonianum)* und immerhin ziemlich stark ausgeprägter bei dem andern *(R. intermedium)* doch die große Mehrzahl der Mitosen völlig normal verläuft, dagegen sich früh Störungen in der Plasmaverteilung bemerkbar machen. Dies Resultat erscheint uns zunächst unerklärlich, da wir aus einer Reihe von Gründen geneigt sind, die Bedeutung des Chromatins für das Zelleben besonders stark in den Vordergrund zu stellen und hier am ersten Störungen „erwarten". Aber es tritt bei unserem *Ribes Gordonianum* (und auch bei dem andern Bastard) die spezielle Tatsache hinzu, daß die Pflanze in all ihren vegetativen Teilen viel lebenskräftiger ist als die beiden Eltern. de Vries (47, p. 12) weist darauf noch ganz besonders hin. Es ist nun aber eine bekannte Erscheinung, daß bei Pflanzen mit sehr reich ausgebildeten vegetativen

Organen die Bildung der Geschlechtsorgane leidet. „Alle Faktoren, die auf eine üppige Laubblattbildung[1]) hinzielen, sind für die Blütenbildung ungünstig", sagt Jost (22, p. 446), und wir können das täglich an Schattenpflanzen selbst konstatieren, bei denen die Blütenbildung unterdrückt ist. Bei *Ribes* leidet nicht sowohl diese, sondern erst die Entwicklung der Geschlechtsorgane, ein Verhalten, das nur graduell von ersterem verschieden ist.

Wenn also eine ungenügende Ernährung der Antheren, die sich im Plasmamangel der Pollenzellen dokumentiert, bei *Ribes Gordonianum* vorkommt, und dadurch eine Sterilität herbeigeführt wird, so haben wir hier ein Problem vor uns, das nicht mit dem zuerst genannten vermengt werden darf. Aber dies Beispiel ist insofern äußerst lehrreich, weil wir hier nur zu leicht ohne eine cytologische Untersuchung gesagt hätten, daß in dieser absolut sterilen Pflanze wohl ein schöner Fall vorläge, in dem die ♂ und ♀ Chromosomen sich nicht vereinigen können, ähnlich wie bei dem oft zitierten Juelschen Beispiele. Wir wissen dabei absolut nicht, weshalb gerade die vegetativen Teile auf Kosten der sexuellen bevorzugt werden.

Dies Verhalten von *Ribes* zeigt uns wohl auch eine Art „Erklärungs"weg für die von uns (46) s. Zt. diskutierte Frage, warum *Berberis stenophylla* so häufig absolut steril sei, trotzdem Embryosack und Pollen normal gebaut sind. Daß die Sterilität nicht nur in Heidelberg vorkommt, bestätigte mir Herr E. Jouin von Plantières, wo die Pflanze gleichfalls fast nie einen Samen ansetzt. Aber *Berberis stenophylla* ist in gewisser Hinsicht interessanter als *Ribes Gordonianum*, weil hier an bestimmten Orten und in bestimmten Jahren Frucht- und Samenbildung vorkommen kann. Die mir vor drei Jahren im Kopenhagener botanischen Garten mitgeteilten Erfahrungen habe ich schon früher publiziert. Ich darf hinzufügen, daß im Jahre 1904 auch bei uns in Heidelberg der Strauch seit langer Zeit zum ersten Male eine große Anzahl völlig reifer Früchte entwickelt hatte; 1905 waren dann allerdings wieder nur sehr wenige ausgebildet. *Berberis stenophylla* gehört nach de Vries aber in genau dieselbe Kategorie wie *Ribes Gordonianum*, was das vegetative Verhalten anlangt. Dies scheint mir für die Beurteilung der häufigen Sterilität nicht zufällig zu sein. Schon Kölreuter sah übrigens in der Üppigkeit des Wuchses

---

1) Wir können wohl auch dafür sagen: Entwicklung der vegetativen Teile.

„eine gewisse Kompensation gegenüber der Sterilität der Hybriden“. Und dieser Gedankengang kann nicht dadurch beeinträchtigt werden, daß Gärtner darauf erwiderte, größere Üppigkeit werde auch bisweilen an ganz fruchtbaren Bastarden gefunden (s. de Vries 47, II, p. 13), denn wenn mit üppiger vegetativer Entwicklung bei einem Beispiele Verkümmerung der Sexualorgane Hand in Hand geht, braucht dies nicht überall der Fall zu sein.

Auch Müller-Thurgau (29, p. 46) führt unter den Ursachen der Sterilität bei seinen Obst- und Rebenblüten auf, daß häufig die Pollenkörner trotz normalen Aussehens nicht austreiben. „Es mag diese Erscheinung wohl dem Umstande zuzuschreiben sein, daß die neueren, größtenteils zufällig gewonnenen Obstsorten meines Erachtens sämtlich Bastarde sind, und daß die einseitig auf Größe und Farbe der Frucht gerichtete Auswahl mit forcierter Kultur ungünstig auf die übrigen Eigenschaften einwirken kann. Vermögen solche Umstände aber einen Teil der Pollenkörner vollständig keimunfähig zu machen, so werden wahrscheinlich auch die keimfähigen Körner in gewissem Grade geschwächt und zur eigentlichen Befruchtung weniger geeignet sein.“

Bei *Ribes Gordonianum* glauben wir dafür eine cytologische Stütze in der ungenügenden Menge des Cytoplasmas erbracht zu haben.

Diese Sätze waren schon niedergeschrieben, als ich die neueste Strasburgersche Arbeit erhielt. In dieser werden auf p. 68 und 69 Ansichten entwickelt, die sich inhaltlich ganz mit unseren decken. Auch Strasburger betont die theoretische Möglichkeit solcher „sekundärer Hindernisse“ bei völliger Ordnung der Reduktionsteilung. „Es wäre denkbar, daß ein Bastard es nur infolge solcher weder zur Bildung von normalen Pollen noch von normalen Samenanlagen bringen könnte.“ In obigen Ausführungen haben wir ja einen derartigen von Strasburger geforderten Fall geschildert.

Aus dem cytologischen Verhalten von *Ribes Gordonianum* auf eine geringere Wichtigkeit des Chromatinanteils für das Zellenleben zu schließen, wie ich das im ersten Augenblicke versucht war, hätte hier wohl auf falsche Bahnen gelenkt. Warum aber, wie wir schon oben hervorhoben, die sexuellen Organe zuungunsten der vegetativen entwickelt werden, dafür fehlen uns dann alle Anhaltspunkte.

Nun machen sich aber in neuerer Zeit Bestrebungen bemerkbar, die dem Kern nicht mehr die hervorragende Stellung in der Zelle,

insbesondere für die Frage der Vererbung, anweisen wollen, die zu geben wir im allgemeinen auf Grund der cytologischen Arbeiten geneigt sind (vgl. die Zusammenfassungen bei de Vries [48], Boveri [4]). So zB. Farmer und Moore (12), wenn sie p. 583 sagen:

„The chromosomes . . . cannot be regarded as the primordia of characters, but only as the agents that are competent to produce serial changes in the protoplasm they can influence. This implies that the substance on which they work or which they can „activate", must also be reckoned with. The recent work on regeneration clearly emphasises the importance of the cytoplasm, which in this connection may be compared with raw material, and it is certainly a factor by no means destitute of significance. If the raw material differs, then the result cannot be expected to be identical, and in the interaction of the chromosomes on the one hand, and the cytoplasm on the other, we may perhaps find a clue to the explanation of the sudden sports and other variations often met with in hybrids."

Solche Betrachtungen scheinen mir durchaus nicht ohne Berechtigung zu sein. Wenn wir auch aus cytologischen Gründen nur zu gerne wünschen, die Erbsubstanzen allein in den Kern zu verlegen, haben wir doch dafür keine strikten Beweise. So macht Jost (22, p. 461) einige berechtigte Einwände dagegen, u. a. daß es nicht gut denkbar erscheint, die Anlagen für die Chromatophoren in den Erbmassen des Kernes zu suchen.

Dazu kommt neuerdings eine gewisse Skepsis gegen das alte Dogma von einigen zoologischen Entdeckungen her, auf die mich Herr Dr. Driesch freundlichst aufmerksam machte[1]). Selbst die bekannten Boverischen Experimente sollen nicht fehlerfreie Versuchsbedingungen aufweisen, wie Herr Dr. Driesch mir versicherte.

---

1) Es handelt sich hier namentlich um Versuche, die mit isolierten Blastomeren des Zweizellen-Stadiums von Crampton (10) bei der Schnecke Ilyanassa und dann neuerdings von Wilson bei Dentalium (Journ. Exp. Zool. 1, 1904, p. 1) angestellt sind. Bei diesen findet nämlich eine typische „Teilentwicklung" statt, d. h. die Zellen entwickeln sich so, als wenn sie noch im Gewebeverbande geblieben wären, während bei andern Tieren, wie Medusen, Amphioxus und Teleosteern stets Vollembryonen, wenn auch verkümmerte, entstehen. Könnte man somit auch bei letzteren denken, daß der Kern alle „Erbsubstanzen" nach der ersten Teilung beisammen behalten hat, so daß noch alle Organe angelegt werden können, so müßte man doch bei den Gastropoden zu der Vorstellung kommen, hier habe eine völlige Halbierung derselben stattgefunden. Zum mindesten beweisen uns diese Gegensätze, welch starke Unterschiede in der „Lokalisation"

Wir dürfen also auch für die Botanik mit der Möglichkeit rechnen, daß einmal Fälle gefunden werden, in denen eine gewisse Wichtigkeit des Plasmas als „Rohmaterial" für die Vererbungssubstanzen neben dem Kern als sicher hingestellt wird. Darum ist es aber nicht nötig, in den entgegengesetzten Fehler zu verfallen und die mühsam erarbeiteten cytologischen Resultate als unwichtig hinzustellen. Wie sich auch einmal die Lokalisation der Erbmassen zeigen wird, das eine steht wohl unzweifelhaft fest, daß der Kern und besonders dessen stark färbbare Bestandteile von sehr großer Wichtigkeit dafür sind.

Aber gerade das, was Farmer und Moore wollen, daß nämlich im Kerne ein besonderer „Aktivierungsapparat", wenn der Ausdruck gestattet ist, zu sehen ist, kann wohl nur unter der Voraussetzung der absoluten Individualitätsbewahrung der Chromosomen möglich sein. Die beiden englischen Forscher erkennen das sehr wohl, und darum treten sie auch dafür so stark ein, daß keine gegenseitige Beeinflussung der Chromosomen vorkommen soll (p. 494/95), daß insbesondere stärkere Stoffwechselvorgänge nicht existieren. Aber das ist durchaus nicht bewiesen. Im Gegenteil, viele sehen ja gerade in der Synapsisphase bei dem Verschmelzen der Fäden zu einem und in den sonstigen hier stattfindenden morphologischen Veränderungen eine Einrichtung, die eine intensive Vermischung ermöglicht. Namentlich Allen (1, p. 246 ff.) hat den Versuch gemacht, das experimentell als verschieden festgestellte Verhalten der Bastarde (Mendel-Spaltungen) so zu erklären, daß in verschiedenem Maße einzelne Komplexe genau gegenseitig ausgetauscht werden. Und Strasburger hat in seiner neuesten Arbeit auch wieder auf eine „bestimmt gerichtete" Verteilung der einzelnen „Pangenosomen" hingewiesen. Vor allem aber müssen wir an die von Correns (8) aus theoretischen Gründen, die von experimenteller Basis ausgingen, geforderte „seirolyte" Spaltung denken. Würde nicht geradezu hier zunächst das ganze Chromosom durch und durch verändert werden? Correns ist der erste, der diese auf der Hand liegende große Schwierigkeit klar erkannt hat (7). Leider finde ich in den neueren cytologischen Arbeiten diese wichtige Stelle nirgends berührt. Ich gebe sie daher in extenso wieder:

---

des „Idioplasmas" vorhanden sein können. Sehr wahrscheinlich aber ist doch auch, daß dem Plasma hier eine besondere Wichtigkeit für die Möglichkeit einer Anlage von Organen zukommt. Vgl. auch noch die Ausführungen Wilsons (49) hierzu. Die ganze Frage kann ich hier nur flüchtig berühren.

p. (87) . . . „bin ich auf eine Vorstellung gekommen, mit der ich nicht hinter dem Berge halten will, obschon ich weiß, daß sie als arge Ketzerei aufgenommen werden wird. Ich möchte nämlich den Sitz der Anlagen, ohne feste Bindung, in den Kern, speziell die Chromosomen verlegen, und daneben noch außerhalb des Kernes, im Protoplasma, einen Mechanismus annehmen, der für ihre Entfaltung sorgt. Die Anlagen können nun beliebig durcheinander gewürfelt werden, wie die bunten Steinchen in einem Kaleidoskop. Sie entfalten sich an der richtigen Stelle."

Aber existiert denn nun dieser theoretisch geforderte „Apparat" im Plasma in der Tat? Und ist denn ein Überwiegen gewisser mütterlicher Merkmale, namentlich der allgemeinen Struktur, ganz allgemein verbreitet, was es doch unter solchen Umständen sein müßte, wie Correns mit Recht hervorhebt. Wohl wissen wir durch Driesch u. a. (Rouxs Archiv, Bd. 7, p. 65 ff., 1898, zit. bei Correns 7, p. [88]), daß gewisse Beispiele in dieser Richtung vorliegen, aber eine grundsätzliche und ganz allgemein gültige Regel der Art erscheint ganz ausgeschlossen. Und so müssen wir sagen:

Wenn, wie wohl nicht ohne gute Gründe behauptet wird, Stoffwechselvorgänge in größerem Maßstabe während irgend einer Zeit in dem organisierten „Chromatin" stattfinden, so brauchen wir rein mechanistisch, d. h. physikalisch-chemisch gedacht, einen Apparat, der die Anlagen an der richtigen Stelle entfaltet. Dieser kann weder in den Chromosomen, wie wir sahen, noch im Plasma liegen. Wie ist dann ein Erklärungsweg anzubahnen?

Ich meine, am besten mit Hilfe der Vorstellungen, wie sie Driesch vertritt. Ein mechanisch im Sinne von Weismann vorgebildeter „Entdifferenzierungsapparat" hat sich uns unter den Händen „verflüchtigt". Denn wenn eine solche Maschine irgendwo, etwa in den fertigen Chromosomen, bestehen sollte, wie kann sie während einer bestimmten Phase vielfach zerlegt werden und sich dann von selbst wiederherstellen? Rein physikalisch-chemisch ist uns das nicht vorstellbar (s. Driesch 11, p. 190). . . . „Es ist unmöglich, daß eine komplizierte Tektonik, die aus vielen typisch geordneten, nach drei Dimensionen differenten Spezifitäten besteht, auf die Elemente eines äquipotentiellen Systems mit materialistischen Mitteln verteilt werde. . . Unmöglich ist das beschriebene Geschehen, weil eine nach drei Dimensionen differente Maschine nicht geteilt werden und doch dem Bau nach ganz bleiben, sich also

auch nicht teilen und wieder in ihren Teilstücken jeweils vervollständigen kann, ohne daß diesem Prozeß eine neue Maschine zugrunde läge, womit der Theorie der Charakter des Elementaren und damit des Erklärenden genommen ist."

Ich glaube nun, wir dürfen uns nicht scheuen, hier einen Vorgang zu sehen, der nur auf Grund von Kräften möglich ist, die der lebenden Substanz eigentümlich sind. Daß wir damit nichts „Mystisches" einführen und insbesondere nicht an die methodologisch unmöglichen, weil niemals als Gegenstand der Naturforschung möglichen Spekulationen eines Eingreifens „psychischer" Vorgänge, wie sie häufig mit dem „Vitalismus" verknüpft werden, denken, liegt auf der Hand. Es handelt sich einfach um neue, nur im organischen Reiche sich dokumentierende Energieformen, die ja selbst, wenn auch verklausuliert, von so reinen „Mechanisten", wie von Rhumbler (33, p. 7), als möglich zugegeben werden. Daß sie energetisch sein müssen, ist denknotwendig begründet. Driesch hat das Verdienst, darauf mit allem Nachdruck hingewiesen zu haben, daß energetisch = kausal bedingt überhaupt jeder Vorgang sein muß, der Gegenstand der Naturwissenschaften ist (11, p. 208 ff.).

Ich habe mich hier über diesen Punkt mit Absicht etwas weiter verbreitet, weil ich ausdrücken wollte, daß ich autoregulative Vorgänge, wie sie nur dem organischen Reiche eigentümlich sind, gerade hier für das Nächstliegende halte, und weil, wenn diese Ansichten allgemeiner durchdringen sollten, manche zukünftige Konstruktionen von Maschinen, die die einzelnen Anlagen entfalten, damit unnötig werden dürften. Schon v. Nägeli (30, p. 34) warnt übrigens vor allen solchen maschinellen Spekulationen, wenn er sagt: „In den höheren Gebieten des Stofflichen läßt sich für das ursächliche Erkennen nicht mehr die Forderung dieser mechanischen Notwendigkeit festhalten. Vielleicht gilt dies selbst für alle Gestaltung." Mit diesen Ausführungen will ich aber nicht, wie nochmals gesagt sein mag, an der Hypothese rühren, daß die einzelnen erblichen Anlagen an bestimmte körperlich distinkte Teile, und zwar in erster Linie wohl im Chromatin, gebunden sind, was noch neuerdings zB. wieder u. a. Strasburger (44) mit allem Nachdruck vertritt. Eine solche Lokalisation braucht durch das oben skizzierte „vitalistische" Geschehen nicht ausgeschlossen zu werden, sondern kann die Grundlage, das „Rohmaterial" für diese bilden.

Wir wollen nun zu einer weiteren theoretischen Betrachtung übergehen und dabei eine Hypothese berühren, die z. Zt. für sehr wahrscheinlich gehalten wird. Sie besagt, daß bis zur Gonotokontenbildung die ♂ und ♀ Chromosomen resp. Merkmale getrennt bleiben und erst dann vereinigt werden. Freilich darf man diese Trennung nicht überall für eine so klare halten, wie zB. bei einigen Copepoden nach Häckers Angaben (s. hier die neueren Ausführungen von Strasburger 44, p. 20 ff.).

Als eins der ersten Beispiele, daß bei Hybriden gegen die Regel eine Vereinigung der beiden Geschlechtscharaktere unterbleiben kann, wurden die sogen. „Doppelspindeln" beschrieben. Auch wir können, wie wir sahen, solche, wenn auch vereinzelt, bei *Ribes Gordonianum* aufweisen. Häufig sind sie dabei annähernd gleich chromatinreich. Aber warum sie nicht allgemeiner vorhanden sind, entzieht sich unserer Beurteilung. In unserer Fig. 32 haben wir ja innerhalb ein- und derselben Zelle ein ungleiches Verhalten der beiden aus der heterotypen Teilung hervorgegangenen Tochterkerne!

Für ein Getrenntbleiben der ♂ und ♀ Chromosomen während des somatischen Lebens sprechen auf botanischem Gebiete namentlich die Entdeckungen Rosenbergs an einem *Drosera*-Bastard, bei dessen Eltern nicht nur die Form, sondern auch die Zahl der Chromosomen eine ungleiche ist. Bei den von uns untersuchten *Ribes*-Hybriden ist etwas Ähnliches nicht zu beobachten. Nur, und darauf möchte ich doch noch hier besonders eingehen, treten stets größere und kleinere Chromosomen auf, aber so weit ich sehe, in keinem bestimmten Verhältnis. Derartiges ist aber auch von einer Reihe Nichthybriden bekannt; ich nenne hier nur von bekannteren Beispielen *Najas* (Guignard), *Funkia* und *Galtonia* (Strasburger 40), *Yucca* (Körnicke 24), *Listera* (Rosenberg 38), und für das Tierreich hat Sutton (s. Val. Häcker 19, p. 214—216) bei *Brachystola* in entschiedener Weise auf die prinzipielle Bedeutung dafür hingewiesen. Merkwürdig ist allerdings, daß in der Diakinese immer zwei entsprechende zu einem Paare zusammentreten, und das scheint in der Tat dafür zu sprechen, daß hier kein zufälliges, sondern ein durch irgend welche „Affinität" bedingtes Geschehen vorliegt. Strasburger kam diese Annahme 1900 noch so fernliegend vor, daß er bei *Funkia* daher auf eine Längsspaltung, nicht auf ein Zusammenlegen schließen wollte.

Um aber allen Eventualitäten, daß in Bildern wie Fig. 1, 14, 15 u. a. die ungleich langen Chromosomen von ungleichen Eltern

geliefert würden, die Spitze abzubrechen, studierte ich noch die Pollenentwicklung eines Elters, nämlich von *Ribes sanguineum* genauer. Aber ich fand in vielen der zahlreichen Teilungsbilder sowohl in somatischen wie auch in allotypischen Teilungen bei guter gegenseitiger Isolierung der einzelnen Chromosomen genau das gleiche wie bei den Bastarden vor. Daher müssen wir uns damit abfinden, daß bei *Ribes Gordonianum* wie ja auch bei *Cytisus Adami* (Strasburger 44, p. 69) in den Teilungen nichts auf die Entstehung aus zwei so verschiedenen Eltern hindeutet, wie bei dem von Rosenberg aufgefundenen, offenbar sehr günstigen *Drosera*-Objekte.

III. Entwicklung der Tapetenzellen.

Ich gehe in dieser Arbeit deshalb auf die Schilderung der cytologischen Verhältnisse genannten Organs ein, weil merkwürdige, in der letzten Zeit in der zoologischen Literatur viel genannte Strukturen sich aufs deutlichste hier zeigen, nämlich die sogenannten „Chromidialsubstanzen".

Ribes intermedium.

In ganz normaler Weise differenziert sich aus der innersten Zellage der Antherenwandung die Tapetenschicht heraus, an dem großen Plasmareichtum sofort vor den anderen Wandreihen erkennbar. Jede Zelle enthält zunächst einen Kern, doch tritt bald durch eine übrigens völlig normale mitotische Teilung in vielen Zweikernigkeit ein. Eine höhere Kernzahl wird vorläufig in der Zelle nicht erreicht. Nicht selten bildet sich aber auch eine Querwand aus, sodaß das Tapetum an dieser Stelle zweischichtig wird, eine Erscheinung, die auch bei anderen Pflanzen (s. Coulter und Chamberlain 9, p. 37) beschrieben wurde. Ja in einigen ganz wenigen Fällen sah ich durch zwei oder mehr quer oder (meist) schräg verlaufende Wände mehrschichtige Stellen des Tapetums entstanden.

Wie das Němec (32) namentlich neuerdings für eine Reihe von Objekten ausgeführt hat, zeigen die in einer Zelle befindlichen Kerne die Tendenz, sich nahe aneinander zu legen. Ob eine Verschmelzung dabei eintritt, kann ich mit Sicherheit nicht entscheiden,

durchgängig jedenfalls nicht[1]). Zuweilen findet man in den Präparaten aber einige Riesenkerne, die ebenso gut durch Wachstum von ungeteilten wie durch Fusion von zwei geteilten Kernen entstanden sein können. Das Plasma ist zu dieser Zeit noch immer schön vakuolig.

Etwa während die heterotype Teilung in den Pollenmutterzellen vor sich geht, treten neben den Mitosen die ersten Amitosen auf, eine Erscheinung, die wir von einer ganzen Reihe von Pflanzen nun schon kennen. Daß es nicht Verschmelzungsstadien sind, folgt wohl daraus, daß häufig einige kleine Lappen sproßförmig abgeschnürt werden, in ähnlicher Weise, wie ich das früher in den Riesenzellen von *Heterodera*-Gallen beschrieb (45). Neben den Amitosen kommen immer auch noch Mitosen vor. Ein Parallellaufen dieser beiden verschiedenen Modi während einer gewissen Zeit ist ja auch von anderen Autoren, zB. von Rosenberg (34) bei *Drosera* für das Tapetengewebe, beschrieben worden.

Das Plasma bleibt nun nicht mehr so schön vakuolig, wie es vorher war. Vielmehr treten kleinere oder größere, mit Hämatoxylin sich noch völlig dunkelschwarz färbende (wenn alles andere außer den Nukleolen schon entfärbt ist), perlschnurförmige, gerade oder gewundene Stäbchen oder Fäden auf.

In Fig. 36 zB. sehen wir solche Gebilde und in einem Falle sogar eine Stelle, an der diese Substanzen aus dem Kern heraustreten. Es erinnern diese Strukturen somit auffallend an die neuerdings von Goldschmidt (15) als „Chromidialsubstanz" zusammengefaßten Körper, deren nuklearen Ursprung dieser Autor ganz allgemein angibt. Dazu kommt, daß im vorigen Jahre auch Meves (27) die gleiche Erscheinung sehr schön in den Tapetenzellen von *Nymphaea* beobachtet hat.

Zunächst wird man sich ja freilich immer fragen, ob wir hier nicht eine durch die Fixierung und Färbung hervorgerufene Struktur vor uns haben; so könnten zB. durch die Säureeinwirkung einige Waben zusammengezogen sein und auf diese Weise Stränge vorgetäuscht werden, die den Farbstoff für unser Auge besser aufnehmen als die dünnen Plasmaalveolarwände. Nach eingehender Untersuchung der fraglichen Stadien glaube ich aber diesen Gedanken ablehnen zu müssen, da nicht recht einzusehen ist, warum

1) Auch Strasburger (44, p. 65) bemerkt in seiner letzten Arbeit wieder, daß die Kernverschmelzungen in vegetativen Zellen nur schwer gelingen.

nur gerade hier solche „Kunststrukturen“ sich zeigen sollten und nicht auch in den übrigen vegetativen oder den Pollenmutterzellen. Zudem kann man eine deutliche Zunahme mit dem Alter der Tapetenzellen konstatieren, und für die Realität der Chromidialsubstanz spricht wohl auch, daß in Zellen mit ähnlichem cytologischen Verhalten das Gleiche zu beobachten ist.

Die mehrkernigen Tapetenzellen haben nämlich hierin eine gewisse Ähnlichkeit mit den Riesenzellen bei *Heterodera*-Gallen. Hier wie dort sehen wir zuerst Mitosen, dann Amitosen, gelegentliche Verschmelzungen und endlich Fragmentationen und Absterben der Zellen. Bei Durchsicht meiner alten, schon etwas verblaßten Präparate entdeckte ich auch, wenn auch nicht so ausgesprochen, solche fädige Strukturen im Plasma, die mit der Flemmingschen Färbung rotgefärbt und nicht so charakteristisch wie mit Eisenhämatoxylinbehandlung zu sehen sind. Ich habe diese Erscheinung hier nicht weiter verfolgt, sondern schrieb dies nur an Herrn Professor Němec, von dem ich wußte, daß er mit einer Arbeit über die Riesenzellen beschäftigt war. Ich erhielt die Antwort (7. März 05): „Mitochondrien oder chromidienartige Gebilde habe ich bei allen Pflanzen, an denen ich die Gallen untersucht habe, gesehen (ausgenommen *Phlomis tuberosa*). Es schien mir, daß sie in einigen Fällen aus Kernen entstehen.“ Ausführliches darüber sowie über einen weiteren Fall in mehrkernigen Zellen wird Herr Němec selbst berichten.

Vielleicht findet sich übrigens ähnliches auch in den durch Amitosen mehrkernig werdenden Antipodenriesenzellen gewisser Ranunculaceen und Berberidaceen.

Da die Frage nach dem Vorhandensein und der Bedeutung der Chromidialsubstanz durch die neueren zoologischen Befunde auch für die Botanik zu einer recht interessanten wird, mag hier das Wenige angeführt werden, was mir aus der Literatur nach den vorliegenden Bildern hierher zu gehören scheint.

In dem Buche von Frau Schniewind-Thies (39) über die Septalnektarien sind in einigen lebhaft funktionierenden Zellen solche fädige, als Chromidien zu deutende Gebilde wiedergegeben, zB. Taf. VII Fig. 96 bei *Lilium Martagon*, Taf. VII Fig. 119 bei *Narcissus Tazetta* (hier war noch besonders angemerkt, daß zu dieser Zeit das Chromatin in den Kernen „sehr verschwindet“!), und Taf. VIII Fig. 158 bei *Diervillea rosea*, überall während „der Höhe der Sekretion“. Im Text wird nichts von den Gebilden erwähnt.

Und es ist nicht unmöglich, daß hierher auch die von Zimmermann (50, p. 215) angeführten „Plastiden“ in den Haarzellen von *Momordica Elaterium* („schwach lichtbrechende, häufig wellig gebogene Stäbchen“), in den Wurzelhaaren von *Trianea bogotensis* usw. sowie die Lagerheimschen (25) „Vibrioiden“ gehören. Ob auch manche „extranukleare Nukleolen“ in diese Kategorie zu rechnen sind (s. Mottier 28, p. 26, und Strasburger 40, p. 127), dürfte vielleicht auch noch festgestellt werden.

Doch kehren wir zu unseren Tapetenzellen zurück. Ich habe nämlich noch nicht hervorgehoben, daß kurz vor dem ersten Auftreten der Chromidien im Plasma im „ruhenden Kerne“ besondere Chromatinansammlungen, an Chromosomen erinnernd, zu sehen sind, wie sie Rosenberg (34) zuerst in den gereizten Drüsenkernen bei *Drosera* beobachtet hat, und wie sie neuerdings in so viel andern „gereizten“ Zellkernen, u. a. auch wieder in denen der Tapetenzellen gefunden wurden. So sagt Rosenberg von denen bei *Drosera*: „Besonders in der letzten Teilung, die oft als Fragmentation verläuft, tritt das Chromatin in Form von chromosomenähnlichen Klumpen auf, während gleichzeitig das Liningerüstwerk fortbleibt. Die Kerne zeigen nach vollendeter Teilung noch dieselbe Ansammlung des Chromatins.“ Und bei *Arum* sind diese Gebilde sogar „außerordentlich stark“ und erinnern sehr an die in den Drüsenkernen von *Drosera*.

Wenn wir nun bedenken, daß im Tapetengewebe, wie auch in den Antipoden- und Gallen-Riesenzellen mit einer starken Wahrscheinlichkeit eine lebhafte Stoffwechseltätigkeit herrscht, da in ihnen die von den Nachbarzellen aufgenommenen Nährstoffe für bestimmte Zwecke energisch „verarbeitet“ werden[1]), so ist es wohl nicht zu kühn, alle diese Zellen unter dem gleichen Gesichtspunkt zu betrachten und mit den entsprechenden tierischen zu vergleichen, bei denen nach Goldschmidt ganz das Gleiche — funktionell wie strukturell — beobachtet ist. Freilich fehlt bei den uns hier besonders interessierenden Tapetenzellen trotz der Ausführungen von Rosenberg (34, p. 106 ff.) noch der exakte Nachweis, welche hinzutretenden Nährstoffe sie verarbeiten. Man darf im besten Falle Analogieschlüsse aus den Struktureigentümlichkeiten ziehen.

---

1) Zu brauchbarem Material für die Ausbildung der Pollenkörner, für das Embryosack-Wachstum (s. hier besonders Lötscher 26) und zur Nahrung für den eingedrungenen Parasiten.

Wenn nun aber Goldschmidt bei ein- und derselben Zellart in gewissen gereizten Kernen anfänglich Bilder ganz von der Weise wie unsere Fig. 35 hatte, wenn er gleichfalls ein Austreten dieser stärker färbbaren Substanzen aus dem Kern sah, wie in unserer Fig. 36, wenn er endlich als Endglieder Stadien hatte wie unsere Fig. 37, bei denen die färbbaren Substanzen dem Kerne fehlen und dagegen die typischen Stränge und Chromidialfasern im Cytoplasma sind, so scheint uns ein solcher Analogieschluß nicht ohne Berechtigung. —

Die Chromatinarmut in den Kernen auf der letztgeschilderten Stufe war mir übrigens schon vor vier Jahren in den *Heterodera*-Gallen aufgefallen. Ich sagte damals (45, p. [104]), daß „gewisse Bilder wie Fig. 12 . . noch in den älteren Zellen, bevor eine Desorganisation des Kernes eintritt, eine ungemein schwache Ausbildung des Chromatins" zeigen. „Ich bin mir nicht ganz klar, wie ich dieselben deuten soll." —

Ich bin überzeugt, daß wir bald auch in größerer Menge Beispiele für das Vorhandensein von Chromidialsubstanzen im Pflanzenreich werden erbringen können, nachdem wir einmal auf sie aufmerksam geworden sind. Dann dürfte es an der Zeit sein, die Goldschmidtsche Hypothese experimentell auch für botanische Objekte auf breiterer Basis zu prüfen, während sie bis dahin zum mindesten ihren heuristischen Wert behält.

Ribes Gordonianum.

Die Tapetenzellen sind hier größer als bei *R. intermedium*, und die Chromidialstrukturen in den alten Zellen stärker ausgeprägt. Bei Fig. 38 sehen wir in der unteren der beiden Zellen einen Nukleus, aus dem wieder die Chromidien ins Plasma auszutreten beginnen. In Fig. 39 endlich haben wir einen Kern, der eine schöne „Amitose durch Knospung" zeigt, ganz analog einer solchen in den *Heterodera*-Gallen.

Ribes sanguineum.

Ich sah hier häufiger als bei den beiden Bastarden Scheidewände, nachdem anfänglich Mitosen auftreten, so daß das Tapetengewebe auf mehr Stellen als dort mehrschichtig wird. Kernverschmelzungen kommen wohl sicher gelegentlich vor. Ich zählte wenigstens einmal gegen 30 Chromosomen, also die doppelte Zahl

der Norm. Die Kerne sind sehr ungleich an Größe. In älteren Stadien haben wir schöne „Amitosen durch Knospung“, wobei der Kern gleichzeitig mehrere Stücke absondert. Chromidialsubstanz wird bei richtiger Färbung mit Hämatoxylin auch hier gut beobachtet. —

Es bleibt nur noch übrig, gemeinsam für alle drei *Ribes*-Arten zu sagen, daß in den alten Tapetenzellen gleichmäßig bald deutliche Degenerationserscheinungen auftreten. Das Absterben wird durch das veränderte tinktionelle Verhalten angezeigt, nämlich durch Aufhören einer Differenzierung im Innern des Kernes oder der Zellen. Auch haben wir Bilder, in denen die Kerne fragmentieren und die Wände ganz oder zum Teil zerstört sind.

Bevor die Pollenkörner die Stoffe der Tapetenzellen aufbrauchen, müssen diese in eine gelöste Form gebracht sein. Dies geschieht entweder an der ursprünglichen Stelle, oder es kann zuvor noch ein Transport von ungelösten Zellstücken zwischen die voneinander aus dem Tetradenverbande sich loslösenden Pollenkörner erfolgen. Das zuweilen hierfür gebrauchte Wort „einwandern“ halte ich nicht für glücklich, da ein aktiver Vorgang ausgeschlossen erscheint, vielmehr wohl die betreffenden Zelltrümmer rein passiv zwischen den Pollen fallen. Wir sehen dann in unseren Präparaten diese Reste als granulöse Masse eingelagert. Doch dauert der Zustand nicht lange; bald sind auch die letzten Trümmer aufgebraucht.

Hauptresultate.

1. Die Zahl der Chromosomen beträgt bei den untersuchten *Ribes*-Arten 16, nach der Reduktion 8.

2. Die heterotype Teilung wird eingeleitet durch ein Synapsisstadium, bei dessen Beginn eine Verschmelzung von zwei parallel liegenden Fäden zu einem erfolgt. Im „Strepsinema“-Stadium tritt sodann wieder eine Spaltung der dicken Spiremschlingen in zwei ein. Diese bleiben auch noch nach der Bildung der Chromosomen in der Diakinese paarweise nebeneinander liegen. Die Art und Weise, wie sich die beiden Hälften der „bivalenten“ Chromosomen aneinander legen, wechselt stets.

3. Die heterotype Teilung ist eine echte Reduktions-, die homöotype eine gewöhnliche Aquationsteilung.

4. Die Längsspaltung der Chromosomen, die in der zweiten Spindel die Chromosomen halbiert, macht sich zwar in den Anaphasen der ersten Teilung bemerkbar, doch bleiben die beiden Hälften parallel nebeneinander und weichen noch nicht in Λ-Form nach den Polen.

5. Bei beiden Bastarden ebenso wie bei dem von den Eltern untersuchten Beispiele *Ribes sanguineum* sind die Teilungen im großen und ganzen normal. Bei *Ribes Gordonianum* zeigen sich gelegentlich Doppelspindeln. Eine nicht ganz gleichmäßige Verteilung des Chromatins an die beiden Pole sowie dessen teilweise Ausstoßung ins Plasma findet nur selten statt.

6. Als Ursache der Sterilität kann, jene in 5. bezeichneten Ausnahmen abgerechnet, die Chromatinanordnung nicht angesehen werden.

7. Die Sterilität ist vielmehr in der Plasmaarmut der Zellen begründet, die höchstwahrscheinlich durch eine ungenügende Ernährung der ganzen Organe bedingt ist. Ein Austreten des Pollenschlauches findet niemals statt.

8. Beweise für die Chromosomen-Individualität lassen sich bei unseren Arten nicht geben. Bei der nicht ungerechtfertigten Annahme von starken Stoffwechselvorgängen und Umformungen der als Chromatin zusammengefaßten Substanzen in bestimmten Phasen ist ein konstanter rein mechanisch, d. h. physikalisch-chemisch funktionierender Apparat, der die einzelnen Anlagen während der Ontogenese sich entfalten läßt, nicht denkbar.

9. In den Tapetenzellen machen sich schön ausgeprägte Chromidialsubstanzen bemerkbar, die aus dem Kern in das Cytoplasma auswandern. Zuvor finden sich stärkere Ansammlungen von Chromatin im „ruhenden“ Kern vor, die an Chromosomen erinnern.

10. Die Tapetenzellen weisen anfangs reine Mitosen, später viele Amitosen, oft selbst solche durch „Knospung“ auf. Auch Kernverschmelzungen sind gelegentlich wohl vorhanden, wie aus Fällen geschlossen werden darf, in denen die Chromosomenzahl gegen die Norm verdoppelt ist. Die schließliche Degeneration der Zellen geht in der üblichen Weise vor sich.

Heidelberg, Botanisches Institut, den 2. August 1905.

Nachträglicher Zusatz bei der Korrektur.

Von dem Vorhandensein der „Mitochondrien“ bei *Nymphaea* konnte ich mich an einem Präparate überzeugen, das ich meinem Freunde Max v. Derschau verdanke, der ebenso in den Tapetenzellen bei *Lilium Martagon* und *Iris germanica* die gleichen Strukturen nicht lange vor der Degeneration der Kerne entdeckte. Nach Durchsicht einiger seiner Präparate scheint mir etwas ganz Analoges zu meinen Funden bei *Ribes* vorzuliegen. Ferner war es für mich von großem Interesse, in der vor wenigen Tagen mir zu Gesicht gekommenen Arbeit von R. Beer: On the development of the pollen grain and anther of some *Onagraceae*. Beih. z. bot. Centralbl., Bd. 19 auf p. 303—305 und Taf. 5, Fig. 43—45 ganz die nämlichen Bildungen für *Oenothera* beschrieben und abgebildet zu sehen. Auch hier ist der nukleare Ursprung der Chromidien gezeigt, und zwar sind dabei Stücke der Wand von degenerierenden Kernen sowie Nukleolar- und Chromatinsubstanzen beteiligt. Für *Ribes* möchte ich in erster Linie das (der Kernwand dann sehr nahe anliegende) Chromatin heranziehen; wenigstens konnte ich, wie oben gezeigt wurde, die allmähliche Umänderung des ruhenden Chromatins bis zum Austritt aus dem Kern verfolgen. Es kann dies schon zu einer Zeit geschehen, in der die Kernwand noch intakt erscheint.

Bei dieser Gelegenheit will ich noch betonen, daß ich nach diesen wenigen Beispielen keineswegs der Ansicht bin, daß nun überall in den Tapetenzellen der Antheren Chromidialsubstanzen während eines bestimmten Stadiums im Plasma existieren. So vermochte ich sie zB. bei einem *Bryonia*-Bastard, über den ich z. Zt. arbeite, nicht zu entdecken. Hier war auch die Vermehrung der Kerne, welche bei *Oenothera* die Zellen sogar achtkernig machen kann, nur insoweit eingetreten, daß zweikernige Zellen existieren; die meisten besaßen wie im Anfang nur einen einzigen Nukleus. Sollte man vielleicht vermuten, daß bei *Bryonia* die Bedeutung des Tapetums für den Stoffwechsel und die Ernährung des sporogenen Gewebes eine geringere als bei *Ribes* und *Oenothera* ist? Jedenfalls wird man sich nicht verwundern dürfen, wenn wir noch Zwischenstadien zwischen diesen beiden extremen Typen kennen lernen, bei denen etwa nur eine Ballung des Chromatins zu chromosomenähnlichen Gebilden oder nur eine Vermehrung der Kernsubstanzen, veranlaßt durch Amitosen, erfolgt, ohne daß Chromidien im Plasma auftreten.

Heidelberg, 28. Januar 1906.

Literatur-Verzeichnis.

1. Allen, Nuclear division in the pollen-mother-cells of *Lilium canadense*. Ann. of Bot., vol. 19, 1905.
2. Berghs, La formation des chromosomes hétérotypiques dans la sporogénèse végétale. I. Depuis le spirème jusqu'aux chromosomes mûrs dans la microsporogénèse d'*Allium fistulosum* et de *Lilium lancifolium* (*speciosum*). La Cellule, t. 21, 1904.
3. —, II. Depuis la sporogonie jusqu'au spirème définitiv dans la microsporogénèse de l'*Allium fistulosum*. La Cellule, t. 21, 1904.
4. Boveri, Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns. Jena 1904.
5. Cannon, Studies in plant hybrids: The spermatogenesis of hybrid cotton. Bull. of the Torrey bot. Club, vol. 30, 1903.
6. —, Studies in plant hybrids: The spermatogenesis of hybrid peas. Bull. of the Torrey bot. Club, vol. 30, 1903, ref. Bot. Centralbl., Bd. 95, p. 118, 1904.
7. Correns, Die Ergebnisse der neuesten Bastardforschungen für die Vererbungslehre. Ber. d. Deutsch. bot. Ges., Bd. 19, 1901.
8. —, Über den Modus und den Zeitpunkt der Spaltung der Anlagen bei den Bastarden vom Erbsen-Typus. Bot. Ztg., II. Abt., Bd. 60, 1902.
9. Coulter und Chamberlain, Morphology of Angiosperms. New York and London, 1903.
10. Crampton, Experimental studies on Gasteropod development. Roux's Archiv Bd. 3, 1896.
11. Driesch, Die organischen Regulationen. Vorbereitungen zu einer Theorie des Lebens. Leipzig 1901.
12. Farmer und Moore, On the majotic phase (reduction divisions) in animals and plants. Quart. Journ. of Micr. Science, New. ser. No. 192, Vol. 48, 1905.
13. Farmer und Shove, On the structure and development of the somatic and heterotype chromosomes of *Tradescantia virginica*. Quart. Journ. of Micr. Science, New. ser., No. 192, Vol. 48, 1905.
14. Focke, Die Pflanzenmischlinge. Ein Beitrag zur Biologie der Gewächse. Berlin 1881.
15. Goldschmidt, Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog. d. Tiere, Bd. 21, 1905 (als „vorl. Mitteil." Biol. Centralbl., Bd. 24, 1904).
16. —, Eireifung, Befruchtung und Embryonalentwicklung des *Zoogonus mirus* Lss. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog. d. Tiere, Bd. 21, 1905.
17. Grégoire, La réduction numérique des chromosomes et les cinèses de maturation. La Cellule, t. 21, 1904.
18. Groß, Die Spermatogenese von *Syromastes margina*. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog. d. Tiere, Bd. 20, 1904.
19. Häcker, Bastardierung und Geschlechtszellenbildung. Ein kritisches Referat. Zool. Jahrb., Suppl. 7, Festschr. f. Weismann 1904.
20. de Janczewski, Hybrides des groseillers II. *Ribes* L. Bull. intern. de l'Acad. des scienc. d. Cracovie 1904.
21. Jenčič, Untersuchungen des Pollens hybrider Pflanzen. Österr. bot. Zeitschr. 1900.
22. Jost, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Jena 1904.

23. Juel, Beiträge zur Kenntnis der Tetradenteilung. II. Die Tetradenteilung bei einer hybriden Pflanze. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. 35, 1900.
24. Körnicke, Studien an Embryosack-Mutterzellen. Sitz.-Ber. Niederrh. Ges. f. Nat.- u. Heilkunde, Bonn 1901.
25. Lagerheim, Über ein neues Vorkommen von Vibrioiden in der Pflanzenzelle. Öfvers. af Vet. Akad. Förhandl. Stockholm 1899.
26. Lötscher, Über den Bau und die Funktion der Antipoden in der Angiospermen-Samenanlage. Flora Bd. 94, 1905.
27. Meves, Über das Vorkommen von Mitochondrien bezw. Chondromiten in Pflanzenzellen. Ber. d. Deutsch. bot. Ges., Bd. 22, 1904.
28. Mottier, Fecundation in plants. Carnegie Inst. of Washington, 1904.
29. Müller-Thurgau, Die Folgen der Bestäubung bei Obst- und Rebenblüten. Ber. d. schweiz. bot. Ges., Heft 13. Anhang: 8. Ber. d. Zürcherisch. bot. Ges., Bern 1903.
30. v. Nägeli, Über die Schranken der naturwissenschaftlichen Erkenntnis. Amtl. Ber. d. 50. Versamml. deutsch. Naturforscher u. Ärzte. München 1877.
31. Němec, Über die Einwirkung des Chloralhydrates auf die Kern- und Zellteilung. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. 39, 1904.
32. —, Über ungeschlechtliche Kernverschmelzungen. 4. Mitteil. Sitz.-Ber. d. Kgl. böhm. Ges. d. Wissensch., II. Cl., Prag 1904.
33. Rhumbler, Zellenmechanik und Zellenleben. Vortr. 76. Versamml. Deutscher Naturforsch. u. Ärzte, Breslau, Sep. Leipzig 1904.
34. Rosenberg, Physiologisch-cytologische Untersuchungen über *Drosera rotundifolia*. Upsala 1899 (Diss. Bonn).
35. —, Über die Tetradenteilung eines *Drosera*-Bastards. Ber. d. Deutsch. bot. Ges., Bd. 22, 1904.
36. —, Über die Reduktionsteilung in *Drosera*. Medd. fr. Stockholms Högskolans Bot. Inst. Stockholm 1904.
37. —, Über die Individualität der Chromosomen im Pflanzenreich. Flora, Bd. 93, 1904.
38. —, Zur Kenntnis der Reduktionsteilung in Pflanzen. Bot. Notiser 1905.
39. Schniewind-Thies, Beiträge zur Kenntnis der Septalnektarien. Jena 1897.
40. Strasburger, Histologische Beiträge. Heft 6. Über Reduktionsteilung, Spindelbildung, Centrosomen und Cilienbildner im Pflanzenreich. Jena 1900.
41. —, Das botanische Praktikum. 4. Aufl. Jena 1902.
42. —, Über Reduktionsteilung. Sitz.-Ber. d. kgl. Preuß. Akad. d. Wiss., Sitz. physik.-math. Klasse, Bd. 18, 1904.
43. —, Die Apogamie der Eualchimillen und allgemeine Gesichtspunkte, die sich daraus ergeben. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. 41, 1905.
44. Strasburger, Allen, Miyake und Overton, Histologische Beiträge zur Vererbungsfrage.
    I. Strasburger, Typische und allotypische Kernteilung. Ergebnisse und Erörterungen. II. Allen, Das Verhalten der Kernsubstanzen während der Synapsis in den Pollenmutterzellen von *Lilium canadense*. III. Miyake, Über Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Monokotylen. IV. Overton, Über Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Dikotylen. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. 42, 1905.
45. Tischler, Über *Heterodera*-Gallen an den Wurzeln von *Circaea lutetiana* L. Ber. d. Deutsch. bot. Ges., Bd. 19, 1901.

46. Tischler, Über Embryosack-Obliteration bei Bastardpflanzen. Beih. z. Botan. Centralbl., Bd. 15, 1903.

47. de Vries, Die Mutationstheorie. Bd. 2: Elementare Bastardlehre. Leipzig 1903.

48. —, Befruchtung und Bastardierung. Vortr. 151. Jahresversamml. holl. Gesellsch. Wiss. Haarlem. Leipzig 1903.

49. Wilson (Appendix zu 10. Crampton), On cleavage and mosaic-work. Rouxs Arch. Bd. 3, 1896.

50. Zimmermann, Sammelreferate aus dem Gesamtgebiete der Zellenlehre. Beih. z. Bot. Centralbl., Bd. 3, 1893.

Figuren-Erklärung.

Tafel XV.

Die Figuren 1, 2, 4, 7, 28, 34 wurden bei Winkel $^1/_{20}$ Ol.-Immersion und Winkel Oc. 3, Fig. 33 bei Winkel Obj. 6, C. Oc. 8, die übrigen bei Zeiß 0,2 mm homog. Immers. Apert. 1,40 und Winkel C. Oc. 8 mit Hilfe des Abbeschen Zeichenapparates gezeichnet.

Fig. 1—24: *Ribes intermedium.*

Fig. 1. Kern aus einer vegetativen Zelle. Die 16 Chromosomen in vier verschiedenen optischen Ebenen des Schnittes gut zu verfolgen.

Fig. 2. Desgl. Chromosomen im Aster-Stadium von einem Pole aus gesehen.

Fig. 3—24 (mit Ausn. von 9). Kernbilder aus Pollenmutterzellen.

Fig. 3. Beginn der Synapsis. Nukleolus noch in der Mitte des Kernes. Liningerüst ziemlich regelmäßig durch den ganzen Kern hindurch verteilt. Einzelne dunklere Chromatin-Körnchen heben sich von den anderen stärker ab.

Fig. 4. Fäden straffer gespannt. An ihnen tritt eine perlschnurförmige Struktur deutlicher als bei Fig. 3 zutage. Die Zahl der stark färbbaren Körnchen hat zugenommen.

Fig. 5. Desgl. Nukleolus an die Kernwand gedrückt. Gegen acht dunklere Körneransammlungen nahe beieinander.

Fig. 6. Synapsisknäuel. Alle Fäden gleichmäßig perlschnurförmig, stellenweise zwei nebeneinander liegend.

Fig. 7. Ballung der Fäden noch dichter geworden, die sich vielfach schon nicht mehr gut verfolgen lassen. An einigen Stellen ist die Fusion von zwei dünneren Fäden zu einem dickeren zu sehen, während der Rest schon die doppelte Dicke erreicht hat.

Fig. 8. Höhepunkt der Synapsis. Alle Fäden haben sich von der Kernwand zurückgezogen.

Fig. 9. Synapsis in dem Kern einer Embryosack-Mutterzelle.

Fig. 10. Der Synapsisknäuel hat sich zu einem Spirem aufgelockert. Von einer Spaltung der Fäden noch nichts zu sehen.

Fig. 11. „Strepsinema"-Stadium. Der dicke Spiremfaden hat sich fast überall in zwei nebeneinander liegende Fäden gespalten.

Fig. 12. „Diakinese". 8 Chromosomenpaare gut zu zählen.

Fig. 13. Die Chromosomen beginnen sich in die Äquatorialplatte einzuordnen. Das in der Zeichnung fehlende Chromosom 8 lag über 3 und 6 in einer anderen Schnittebene.



Fig. 14. Chromosomen kurz vor Einordnung in die Äquatorialplatte.

Fig. 15. Äquatorialplatte von oben gesehen.

Fig. 16 u. 17. Auseinanderweichen der Chromosomen nach den beiden Polen. Die Doppelstäbchen reißen in der Mitte quer auseinander, einige hängen aber noch miteinander zusammen.

Fig. 18. Einzelne Chromosomen auf diesem Stadium ihre ungleichmäßige Dicke zeigend.

Fig. 19. Ende der heterotypen Teilung.

Fig. 20. Beginn der homöotypen Teilung. Kern angeschnitten. Chromosomen zeigen alle gut ihre Längsspaltung, doch liegen beide Hälften noch nahe beieinander.

Fig. 21 *a* u. *b*. Homöotype Spindel während des Stadiums der Äquatorialplatte von oben und seitlich gesehen.

Fig. 22. Telophasen der zweiten Teilung.

Fig. 23 u. 24. Pollentetraden fertig. Die beiden Spindelachsen liegen dabei gekreuzt oder einander parallel.

Fig. 25 u. 26: *Ribes Schneideri*.

Fig. 25. Kerne von Pollenmutterzellen vor Beginn der Synapsis; Chromatinscheibchen alle in einfacher Reihenanordnung.

Fig. 26. Synapsisstadium kurz vor der Verschmelzung von zwei Fäden zu einem.

Fig. 27—34: *Ribes Gordonianum*.

Fig. 27 u. 28. Synapsis entsprechend Fig. 6 und 7 bei *R. intermedium*.

Fig. 29. Äquatorialplatte der ersten Spindel von oben gesehen; auffallend geringe Ausbildung des Cytoplasma.

Fig. 30 u. 31. Reduktionsspindel. Auseinanderweichen der beiden Hälften der bivalenten Chromosomen zu den zwei Polen.

Fig. 32. Spindeln der zweiten Teilung, neben regulären auch unregelmäßige. In der oberen Zelle eine normale und eine „Doppelspindel", in der unteren rechts ins Zelllumen ausgestoßene Chromatinbrocken, zwischen denen selbst eine Art von Spindel ausgebildet ist.

Fig. 33. Pollentetraden fertig. Übersichtsbild.

Fig. 34. Reife Pollenkörner nach dem Leben gezeichnet, alle unfähig, Pollenschläuche auszutreiben. Die mit *a* und *b* bezeichneten stellen die Endstadien einer Reihe von anscheinend normalen bis zu ganz verkümmerten dar.

Fig. 35—39: Bilder von Tapetenzellen.

Fig. 35. *Ribes intermedium*. Der Kern weist einen eigentümlichen Reizzustand auf; das Chromatin liegt in chromosomenähnlicher Form angeordnet.

Fig. 36. Desgl. Austritt von Chromatinpartikelchen aus dem Kern ins Plasma. Erstes Auftreten von „Chromidialsubstanz".

Fig. 37. Desgl. Chromidialsubstanz in Strängen und Fäden im Plasma. Der Kern hat fast alle stärker färbbaren Partikelchen verloren.

Fig. 38. *Ribes Gordonianum*. Zwei nebeneinander liegende Tapetenzellen. Viele Chromidien im Cytoplasma, in der unteren Zelle aus einem Kern gerade austretend.

Fig. 39. Desgl. Kern weist eine „Amitose durch Knospung" auf. Recht groß ausgebildete Chromidialstränge im Zellinnern.



Untersuchung über die Kohäsion strömender Flüssigkeiten mit Beziehung auf das Saftsteigeproblem der Bäume.

Von

C. Steinbrinck.

Mit 9 Textfiguren.

I. Einleitung.

Als ich vor etwa zwei Jahren in der „Flora" (1904, p. 127 ff.) die Meinung aussprach, das Problem des Saftsteigens in den Pflanzen dürfte wohl z. T. aus dem Grunde für uns noch von Rätseln umgeben sein, weil unsere physikalische Kenntnis und Erkenntnis noch nicht weit genug reiche, und als ich insbesondere hinsichtlich zweier Fragen der Hydrodynamik, die für jenes Problem von Interesse scheinen, nämlich das Zustandekommen der osmotischen Saugung und die Wirkungsursache des Hebers auf Unklarheiten der Lehrbücher aufmerksam machte, haben die botanischen Leser wohl ohne Zweifel meiner Kritik meist das größte Mißtrauen entgegengebracht. Wie sollte auch bei einem so elementaren Schulapparat wie dem Winkelheber der Physik ein Irrtum in seiner ursächlichen Auffassung zuzutrauen sein? Und wie wenig wahrscheinlich erschien es, daß der schwierigen Frage der Osmose, um die sich so hervorragende Kräfte gemüht haben, ein Klärungsbeitrag aus botanischen Untersuchungen erwachsen sollte, deren Ergebnisse noch vielfach bekämpft sind?

Von seiten der Physik erhob sich dementsprechend gegen meine Darstellung des Heberprozesses sofort entschiedener Widerspruch, indem ebenderselbe hervorragende Experimentator und Didaktiker, der mir über die Schwierigkeiten eines experimentellen Belegs meiner Auffassung hinweggeholfen hatte, A. Weinhold nämlich, gegen die Zulässigkeit der Deutung des Versuchsergebnisses in meinem Sinne sofort bei der Veröffentlichung der Versuche (Poskes

Zeitschr. f. d. phys. u. chem. Unterricht 1904, p. 152) Protest einlegte und meine Auffassung noch in mehreren weiteren Artikeln derselben Zeitschrift (1904, p. 346 und 1905, p. 153) lebhaft angriff. Indes stellte sich bald heraus, daß ich mit meiner Heberkritik nicht allein stehe. Herrn Prof. Kolkwitz verdanke ich den Hinweis darauf, daß dieselbe Auffassung des Heberprozesses von dem jetzigen Leiter der physikalisch-technischen Reichsanstalt, Herrn Prof. E. Warburg in seinem Lehrbuch der Experimentalphysik (7. Aufl. 1903, p. 69) schon seit Jahren vertreten worden ist, und der Grazer Physiker L. Pfaundler hatte die Freundlichkeit, mir mitzuteilen, daß auch er sich in gleichem Sinne wie Warburg und ich, aber unabhängig von uns, gegen die landläufige Auffassung des Heberprozesses in seiner „Physik des täglichen Lebens“ 1904, p. 153 ausgesprochen habe. Inzwischen ist die neue Hebertheorie auch schon stellenweise in die Schulliteratur eingedrungen, wenn auch vorläufig erst als eine der älteren gleichberechtigte, und selbst Weinhold scheint mir in seinem letzten Artikel einen Rückzug angetreten zu haben, der nur noch durch einige Einwendungen gegen Einzelheiten, die weiter unten (p. 588 ff.) beleuchtet werden sollen, verdeckt ist[1]).

Was nun ferner meine Deutung der osmotischen Saugung anbetrifft, so mußte ich bei gelegentlichen Diskussionen mit bewährten Physikern und Physikochemikern ebenfalls erfahren, daß sie der Parallele, die ich zwischen der Saugwirkung negativ gespannten reinen Wassers auf umgebendes Wasser von Normalspannung und der Saugung einer osmotischen Zelle ziehe, wenig Geschmack abzugewinnen vermochten. Sie lehnten es ab, den Eintritt des reinen Lösungsmittels in die osmotische Zelle auf den Überdruck des äußeren Lösungsmittels gegenüber dem verringerten Partialdruck derselben Substanz innerhalb der Lösung zurückzuführen. Die Annahme von Partialdrucken bei Flüssigkeitsgemischen in demselben Sinne wie bei Gasen, und die entsprechende Wirkung lokaler Druckdifferenzen solcher Art durch eine Membran hindurch, erschien

1) Weinhold gibt nämlich dort (a. a. O., p. 153) nunmehr zu, und zwar in zwei an die Spitze seiner Entgegnung gestellten Hauptsätzen: 1. „Beim Heber ist die eigentliche Ursache der Bewegung, d. h. was Arbeit leistet, lediglich die Schwere.“ 2. Der Luftdruck ist beim gew. Heber nur insofern beteiligt, als er „die Entleerung des Hebers nach beiden Seiten hindert“. Hiermit sind aber gerade die wesentlichsten Punkte meiner gegen die landläufige Hebertheorie gerichteten Auseinandersetzung in der „Flora“ zugestanden.

ihnen in diesem Zusammenhange zu fremd. Die moderne Theorie der Lösungen ist es zwar von jeher gewöhnt, das Volum des gelösten Stoffes und somit auch das des Lösungsmittels dem Gesamtvolum der Lösung gleichzusetzen, ebenso, wie wenn die Lösung gasförmig wäre; es scheint aber, als ob sie die daraus folgenden Konsequenzen hinsichtlich der Partialdrucke beider Lösungskomponenten (vgl. Planck, Vorles. über Thermodynamik 1905, p. 9 und 19) nicht mit Bestimmtheit gezogen oder doch nicht klar ausgesprochen und ausreichend verwertet habe. Nur in Wüllners Lehrb. d. Experimentalphysik habe ich, wie in der „Flora" bereits berichtet ist, die Ansicht, die ich mir aus botanischen Ergebnissen selbst gebildet hatte, wiedergefunden (5. Aufl. I, 1895, p. 674), Nach einem erneuten sorgfältigen Studium der mir zugänglichen Osmose-Literatur, namentlich der Originalarbeiten von van t'Hoff, Boltzmann, Lorentz, Ostwald, L. Meyer und Riecke, sowie der Darstellung in einigen der neuesten Lehrbücher der physikalischen Chemie habe ich daher den Standpunkt von Wüllner und mir in Poskes Ztschr. (1905, p. 82 ff.) in möglichst elementarer Form nochmals zu begründen gesucht und bisher von keinem weiteren Einspruch gehört.

Aus den mitgeteilten Erfahrungen möchte ich aber schließen, daß die Physik durch die in den letzten Jahrzehnten immer wunderbarer aufgetauchten neuen Probleme von größter prinzipieller Tragweite so sehr in Anspruch genommen ist, daß sie für sehr abseits liegende Gebiete von geringerem allgemein-theoretischem Interesse kaum Arbeitskraft übrig hat. Soll das Saftsteigeproblem gefördert werden, so wird sich der Botaniker demnach wohl dazu verstehen müssen, selbst auf das Sammeln von physikalischem Erfahrungsmaterial auszugehen, das zur Aufhellung des fraglichen Vorganges dienen kann. Von diesem Gesichtspunkte aus bitte ich die mitzuteilenden Untersuchungen über die Kohäsion von Flüssigkeiten, in erster Linie des Wassers, aufzufassen. Der Plan zu denselben ist bereits in den Berichten der Deutsch. bot. Ges. 1904, p. 526 ff. veröffentlicht gewesen. Er hat vor seiner Ausführung die Billigung mehrerer hervorragender Botaniker und Physiker gefunden, wodurch das preußische Kultusministerium sich dazu bestimmen ließ, die Versuche mit einer höchst dankenswerten pekuniären Beihilfe zu unterstützen. Auch hatte ich mich bei der Herstellung der Apparate der sachverständigen Mitwirkung und des Rates einer der in wissenschaftlicher Beziehung hervorragendsten Glashütten Deutschlands, nämlich der von Emil Gundelach in Gehlberg zu erfreuen.

Die Mithilfe einer großen und musterhaft ausgestatteten Glashütte war aber darum unumgänglich, weil bei den Versuchen langgestreckte Apparate zur Verwendung kamen, zu deren Anfertigung Röhren von 6—8 m Länge erforderlich waren, und weil diese namentlich sorgfältigster Evakuierung bedurften. Zu den früheren Untersuchungen über die Kohäsion von Flüssigkeiten sind im allgemeinen allerdings Apparate von solchen Dimensionen nicht nötig gewesen. Nur die Franzosen Leduc und Sacerdote haben sich bei ihren Studien über die Kohäsion des Wassers ebenfalls langer Röhren bedient. Sie haben es nämlich nicht für überflüssig erachtet, ein Glasrohr von 5 m Länge, das an einem Ende geschlossen war, „nach Art der Barometer" mit Wasser zu füllen, es in einem Saale der Sorbonne mit dem geschlossenen Ende nach oben senkrecht aufzurichten und von unten her durch eine Luftpumpe zu evakuieren. Sie fanden hierbei, daß das Wasser im Rohre nicht herabsank, sondern infolge seiner Adhäsion am Glase und infolge seiner eigenen Kohäsion darin aufgehängt blieb, und konnten somit bestätigen, daß die Kohäsion des Wassers mindestens einem Zuge von $^1/_2$ Atm. gewachsen ist. (Bei Anwendung von Quecksilber statt des Wassers gelang es ihnen nicht, eine Säule von mehr als 30 cm Höhe in der Röhre suspendiert zu erhalten, s. Compt. Rend. de l'Acad. des Sciences 1902, Bd. 134, p. 589—591).

Aus ihrer Beschreibung ist aber ersichtlich, daß sich die Untersuchung der beiden französischen Forscher nur auf ruhende Flüssigkeitssäulen erstreckt hat. Und dasselbe gilt auch für die älteren Versuche von Berthelot, Dixon und Joly, Donny, Helmholtz und Worthington. Nur bei dem bekannten Experiment von Askenasy, wobei in einem Trichterrohr mit Gipspfropf Wasser bei der Verdunstung Quecksilber über die barometrische Grenze hinaus mit sich emporzog, befand sich die Flüssigkeit im Rohre in Bewegung. Indes belief sich erstlich die höchste Spannung des Wassers, die Askenasy hierbei erzielte, nur auf —14 cm Quecksilber, insofern das Quecksilber in freier Luft nur um 14 cm über den Barometerstand gehoben wurde (Verhandl. d. naturhist.-mediz. Ver. z. Heidelberg, 6. März 1896, N. F. Bd. V, p. 16), einen Betrag, der im Vergleich zu den Dimensionen hoher Bäume verschwindend klein ist[1]). Außerdem betrug die Geschwindigkeit der Flüssigkeits-

1) Bei einem Transpirationsversuche, den Boehm mit *Thuja*-Zweigen anstellte, überschritt die Hubhöhe den Barometerstand um 16 cm (Ber. d. Deutsch. bot. Ges. 1893, p. 210). Über die Geschwindigkeit des Aufstieges dabei ist nichts mitgeteilt.

bewegung dabei höchstens 4 cm in der Stunde (vgl. a. a. O., p. 13 bis 16), während die Schnelligkeit des Wasseraufstiegs in Pflanzen pro Stunde nach Sachs 200 cm, nach Pfitzer und Strasburger event. 600 cm und mehr erreichen soll (vgl. Pfeffer, Pflanzenphysiologie 1897, I, p. 202). Von Schwendener ist die Geschwindigkeit der Saftbewegung allerdings erheblich geringer, nämlich auf ungefähr 400—600 cm pro Tag eingeschätzt worden (Sitzber. d. Akad. d. Wiss. zu Berlin 1886, p. 585), aber auch dieser Durchschnittsbetrag würde für heiße und trockne Stunden gesteigerter Transpiration eine Bewegungsgeschwindigkeit von vielfach höherem Maße liefern, als sie bei Askenasys Versuche vorkam.

Dies ist aber darum von Wichtigkeit, weil die älteren Kohäsionsbeobachtungen darauf schließen lassen, daß die Stabilität flüssiger Körper im Zustande der Bewegung erheblich geringer ist, als in dem der Ruhe. Die Beobachter stimmen nämlich darin meist überein, daß bei einigermaßen starker Spannung der Flüssigkeiten bereits eine mäßige Erschütterung genüge, um ihr Reißen herbeizuführen.

Die bisherigen Kohäsionsversuche erschienen mir aus diesem Grunde ergänzungsbedürftig und kein Apparat dazu geeigneter, als der in dem Ber. d. Deutsch. bot. Ges. 1904, p. 526 bereits erwähnte Vakuum-Überheber. Man hat es ja in der Hand, die Strömungsgeschwindigkeit in demselben durch Veränderung der Niveaudifferenzen innerhalb ihrer beiden Gefäße zu regulieren, und vermag die Spannung ihrer Flüssigkeiten durch angemessene Verlängerung der Apparate bis zu einer gewissen Grenze zu steigern. Außerdem können im Hinblick auf die Erschütterungen, denen die Leitungsbahnen der Bäume innerhalb ihrer Zweige, Blattstiele usw. ausgesetzt sind, solche Heber auch als geeignete Prüfungsobjekte dienen, in wie weit gespannte Wasserfäden äußeren Stößen standzuhalten vermögen. Endlich ließ sich erwarten, daß auch die Temperaturverhältnisse ihrer Flüssigkeiten dadurch, daß solche Heber längere Zeit der Sonnenstrahlung ausgesetzt werden, den Maximaltemperaturen, die in Bäumen vorkommen, einigermaßen angenähert werden können.

Anderseits ist es aber nicht zu verhehlen, daß einfache Heberkonstruktionen durchaus nicht an die komplizierten Bauverhältnisse der Baumstämme heranreichen. Zunächst ist den Heberlängen eine Grenze gesetzt, die hinter derjenigen, welche Baumriesen von 150 m entspräche, sehr erheblich zurückbleibt. Ich habe mich mit einer maximalen Heberhöhe von 4 m, die unter den angewandten

Bedingungen einer Baumhöhe von ungefähr 50 m vergleichbar ist, begnügen müssen; einmal weil noch längere Rohre zum sicheren Experimentieren sehr unhandlich sein würden, dann aber auch, weil die Stabilität der Flüssigkeit an den Viermeter-Hebern schon sehr herabgesetzt war und endlich weil die Glashütte, nach mehrmaliger Inanspruchnahme eines Teiles ihrer Räumlichkeiten und einiger ihrer besten Arbeitskräfte über Wochen hin, aus Geschäftsrücksichten auf die Beendigung dieser Arbeiten drängte.

Was nun den ferneren Vergleich zwischen Heber und Pflanze betrifft, so darf man außerdem nicht vergessen, daß die strömende Flüssigkeit im Heberrohr durch Glas von ihrer Umgebung völlig abgeschlossen ist, das Wasser einer pflanzlichen Leitungsbahn dagegen durch überaus zarte, wasser- und luftdurchlässige Membranen mit benachbarten toten und lebenden Elementen in engster Kommunikation steht. Endlich ist aber ganz besonders hervorzuheben, daß die Übertragung der Hebererergebnisse auf Pflanzenorganismen namentlich insofern großen Bedenken begegnet, weil die Betriebsfähigkeit der langen Heber von einem sehr hohen Grade ihrer Entlüftung abhängt. Den Befund von Dixon und Joly[1]) „that water containing considerable quantities of air — in the last experiment the condition must be approaching saturation — can sustain very high tension“ kann ich nämlich für den Zustand der Bewegung im Heber durchaus nicht bestätigen. Vorläufig ist aber nicht abzusehen, wie in der Pflanze für die erwähnte unerläßlich scheinende Vorbedingung größter Luftarmut gesorgt oder in welcher Weise für dieselbe Ersatz geschafft ist.

Trotzdem hoffe ich, daß die nachfolgenden Mitteilungen für das Saftsteigeproblem nicht ohne Wert sind. Die allbekannten Versuche Strasburgers, bei welchen er in abgetöteten Pflanzengeweben Flüssigkeiten wider alles Erwarten bis über 20 m in die Höhe steigen sah, haben ja ebenfalls keinen unmittelbaren Aufschluß über das Zustandekommen des Saftsteigens zu liefern vermocht; sie haben aber das unbestreitbare Verdienst gehabt, das Nachdenken auf das Wirken der bisher noch wenig studierten verborgenen Molekularkräfte in Flüssigkeiten zu lenken, die auch in toten Körpern auftreten und für das Saftsteigen wohl ebenfalls mit in Frage kommen. Meine Versuche folgen der dadurch gewiesenen Richtung. Wenn es nunmehr gelungen ist, obwohl die allermeisten Physiker bisher das völlige Versagen des Hebers beim Aufhören

[1]) Phil. Transact. of the Roy. Soc. of London 1895, Vol. 186, p. 570.

des Luftdruckes angenommen haben, Flüssigkeiten im Heber trotz Vakuums auf eine Höhe zu heben, die 5 Atmosphären entspricht, und damit gewissermaßen zu Strasburgers mit Pflanzen angestellten Versuchen ein rein-physikalisches Pendant zu liefern, so scheinen wir zu der Hoffnung berechtigt zu sein, auch der ferneren physikalischen Schwierigkeiten der Saftsteigefrage Herr zu werden, wenn die Erforschung derselben in sorgsamer Arbeit ohne vorgefaßte Schulmeinung fortschreitet.

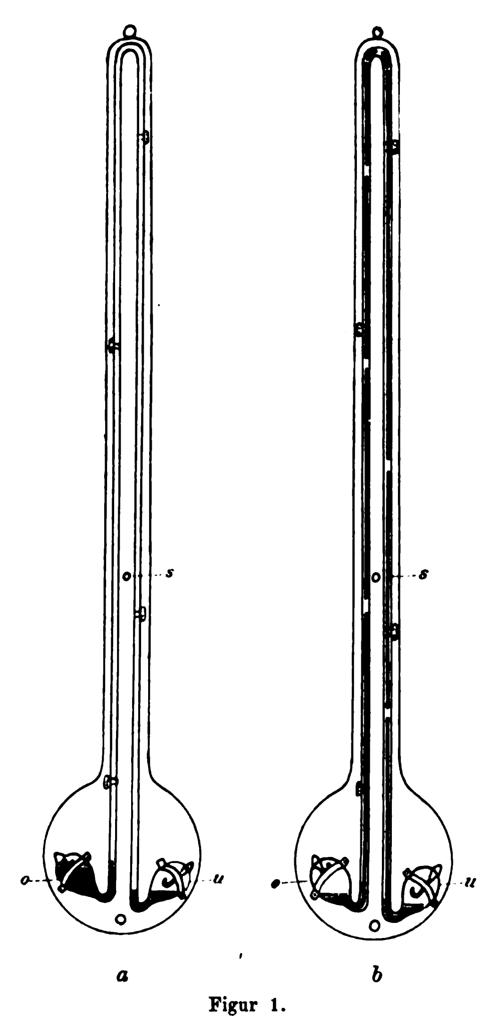
Im folgenden Abschnitt II soll zunächst über die Art der Versuche und ihre physikalischen Ergebnisse berichtet werden und im Abschnitt III von ihrer Bedeutung für das Saftsteigeproblem die Rede sein.

II. Heberversuche.

1. Die Verwendbarkeit des Quecksilber-Überhebers zu Aufschlüssen über die Kohäsion des Wassers.

Unter einem Vakuum-Überheber soll ein Apparat verstanden werden, mittels dessen man innerhalb eines luftleeren Raumes eine Flüssigkeit selbst über diejenige Höhe hinwegzuhebern vermag, bis zu welcher sie in freier Luft durch den Druck der Atmosphäre im höchsten Falle emporgedrückt werden kann. Ein Vakuum-Überheber mit Wasserfüllung müßte also mindestens 10,3 m messen; das Operieren mit einem so langgestreckten Apparate würde aber sehr beschwerlich sein. Ein Vakuum-Heber mit reiner Quecksilberfüllung brauchte, um als Überheber zu gelten, zwar nur die Länge von 76 cm zu überschreiten; aber erstlich könnte ein solcher für unsere botanische Aufgabe wenig nützen, weil er nichts über die Kohäsion des Wassers, auf die es uns ja ausschließlich ankommt, aussagen würde; zweitens ist aber ein solcher Überheber bis jetzt aus Glas nicht herzustellen gewesen, weil das reine Quecksilber für sich an der Wand des ausgekochten Glasrohres nicht genügend haftet. Man erinnere sich nur der oben (p. 582) angeführten Beobachtung von Leduc und Sacerdote, wonach 30 cm das äußerste Maß für die Länge einer Quecksilbersäule darstellen, die von ihnen innerhalb eines Glasrohres im Vakuum festgehalten werden konnte. Da aber die oben (p. 582) zitierten Versuche von Boehm und Askenasy ergeben hatten, daß Wasser das Anhaften des Quecksilbers an der Wandung zu vermitteln imstande ist, so setzte A. Weinhold, der durch mich auf Askenasys Versuch

aufmerksam gemacht worden war, dem Quecksilber des herzustellenden Vakuumhebers von vornherein ein beträchtliches Wasserquantum zu, das er zur Vertreibung der Luft nur teilweise wieder verkochte. So entstand zunächst ein Quecksilber-Vakuum-Heber von 30—40 cm Steighöhe, mit der sich Weinhold begnügt hat. Auch alle die längeren Quecksilberheber, die ich darnach zum Zwecke dieser Untersuchung habe anfertigen lassen, enthalten aus dem oben erwähnten Grunde Wasser als Zugabe. Eine günstige Folge dieser anfänglich nur durch die Umstände erzwungenen Zugabe ist es aber, daß wir nun in der Lage sind, unsere Beobachtungen über die Kohäsion des Wassers an jenen sog. Quecksilberhebern anzustellen und dadurch die Rohrlänge auf etwa $^1/_{13}$ derjenigen, die wir bei reinen Wasserhebern nötig hätten, zu verkürzen.



Figur 1.

Um dies zu verstehen, denke man sich einen dieser Heber in Betrieb gesetzt. In Fig. 1*a* sei ein solcher in einem Ruhezustand dargestellt, während seine Rohre leer und das Quecksilber größtenteils in dem oberen Gefäße *o* gesammelt ist. Man bringt ihn in Gang, indem man ihn nach rechts neigt, sodaß die Kugel *u* nach unten und die Rohre annähernd horizontal zu liegen kommen. Das Quecksilber erfüllt nun allmählich das ganze Rohr und läuft z. T. in die untere Kugel *u* hinüber. Hierbei reißt es aber oft so reichlich Wasser mit sich, daß dieses nicht bloß zwischen dem Quecksilber-

strome und der Röhrenwand verteilt bleibt, sondern sich stellenweise zu ganzen Säulchen zusammenballt, die sich zwischen das Quecksilber einschieben und mit diesem fortgeführt werden, auch wenn man den Heber in die aufrechte Stellung der Fig. 1*a* wieder zurückgebracht hat. Solche Säulchen sind in dem fließenden Heber der Fig. 1*b* der Deutlichkeit halber länger, als sie meist in Wirklichkeit sind, an mehreren Stellen eingezeichnet. Besonders häufig bilden sie sich innerhalb des Quecksilberstromes dort, wo derselbe aus dem obersten Bug des Hebers heraustritt, um in seinen absteigenden längeren Schenkel überzugehen. Denn dort staut sich das mitgerissene Wasser infolge seines erheblich geringeren spezifischen Gewichtes leicht und schnürt den Quecksilberfaden ein, bis er völlig zerteilt wird, wobei seine sich wieder abrundenden und verdickenden Enden durch das zwischen sie getretene Wasser fest verbunden bleiben und das Wassersäulchen mit sich abwärts führen.

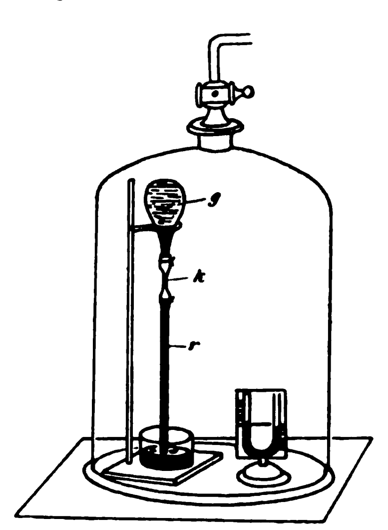
Will man sich eine klare Vorstellung von den Anforderungen machen, die hierbei an die Kohäsion der Wassersäulchen gestellt werden, so denke man sich den Heber zunächst einmal zur Ruhe gekommen, während sein Rohr bis auf ein einziges Wassersäulchen im Bug mit Quecksilber gänzlich gefüllt ist. Man füge ferner vorübergehend die Vorstellung hinzu, daß die oberen flüssigkeitsfreien Räume der Gefäße *o* und *u* etwa durch einen am Gipfel derselben angebrachten Hahn dem Zutritt der atmosphärischen Luft geöffnet wären. Dann würde der Luftdruck in jedem der benachbarten aufsteigenden Heberrohre eine Quecksilbersäule von 76 cm tragen. In der Höhe von 76 cm über dem Quecksilberniveau der Gefäße würde aber in der Flüssigkeit des Rohres die Wirkung des Luftdruckes durch das Gewicht des tieferliegenden Quecksilberfadens aufgehoben sein; der äußere Druck, der von unten darauf wirkt, wäre somit um 1 Atm., also auf Null, vermindert. In einem Heber von 4×76 cm gleich rund 3 m wäre dieser äußere Druck am Gipfel der Rohre gar um 4 Atmosphären verringert. Er würde also dort noch 1 minus 4 gleich — 3 Atmosphären betragen. Nähme man nun den Luftdruck in den Gefäßen *o* und *u* durch erneutes völliges Evakuieren wieder fort, so würde der negative Druck am Bug des 3 m-Hebers auf — 4 Atm. fallen. Damit wäre man aber zu den ursprünglichen Verhältnissen des Vakuumhebers zurückgekehrt. Der Spannungszustand, in dem sich demnach die Wassersäule im Buge eines 3 m-Hebers unter den oben angegebenen Ver-

hältnissen befindet, ist hiermit auf —4 Atm. bestimmt. Rascher kommt man zu diesem Resultate, wenn man erwägt, daß jene Wassersäule im Buge rechts und links durch den Zug des Gewichtes einer anhängenden Quecksilbersäule von 3 m gleich rund 4 × 76 cm Länge gespannt ist. Sie ist diesem Zuge ebensosehr ausgesetzt, wie die Quecksilbermenge, die in einem den Heber gänzlich ausfüllenden zusammenhängenden Quecksilberfaden ihre Stelle einnehmen würde.

Merkwürdigerweise bestreitet aber Weinhold mit großer Lebhaftigkeit, daß an irgend einer Stelle des fließenden Vakuumhebers von „Zug" die Rede sein könne (a. a. O. 1904, p. 349 und 1905, p. 155). Auch in dieser Beziehung habe ich aber die Autorität Warburgs für mich, der ausdrücklich bemerkt: „In diesem Falle" (sc. bei mangelndem Luftdruck) „ist aber bei *C* (sc. am Gipfel) kein Druck, sondern ein Zug oder eine Spannung vorhanden" (a. a. O., p. 69). Es ist übrigens auch leicht möglich, das Bestehen eines solchen „Zuges" durch einen Versuch augenfällig zu demonstrieren. Der belgische Physiker van der Mensbrugghe hat dies in der Weise auszuführen gesucht, daß er als absteigenden Schenkel eines Wasserhebers eine Röhre anwendete, die aus dünnem Papier angefertigt war (s. Bull. de l'Acad. Roy. de Belgique 1889, XVII, Nr. 1, Contribution à la théorie du siphon, p. 11 des S.-A.). Ließ er nach völliger Wasserfüllung seines Hebers das Wasser frei ausfließen, so formte sich das Papierrohr wie ein evakuierter dünner Kautschukschlauch sogleich zu einem flachen Bande um, dessen Innenwände so eng aneinanderschlossen, daß die Flüssigkeit nur noch spärlich daraus hervorsickerte. Gegen die Verwertung dieser Erscheinung in unserem Sinne könnte man aber noch einwenden, daß dieselbe nicht durch einen Zug von innen, sondern durch eine Pressung von außen her, nämlich durch den Druck der atmosphärischen Luft hervorgerufen sei. Ich habe daher diesen Ausweg durch Anstellung eines ähnlichen Versuches im Vakuum zu versperren gesucht, indem ich, um den Apparat in kleineren Dimensionen zu halten, das Abfallrohr statt mit Wasser mit Quecksilber füllte, und außerdem, um die Stärke der Zugspannung deutlicher hervortreten zu lassen, das Papier durch eine widerstandsfähigere Substanz, nämlich durch ziemlich derben Kautschukschlauch ersetzte.

Der Apparat ist folgendermaßen eingerichtet (vgl. Fig. 2): Ein Glaskölbchen *g*, das in ein kurzes Rohr von etwa 6 mm Weite ausläuft, ist durch ein Stück Kautschukschlauch *k* mit einem ebenso-

weiten Rohr r luftdicht verbunden. Das Ganze ist z. T. mit Wasser, z. T. mit Quecksilber gefüllt worden, und zwar ist von dem letzteren soviel vorhanden, daß dieses das Rohr und noch den unteren Teil des Kölbchens einnimmt, wenn der Apparat, wie in der Figur gezeichnet, mit der unteren Öffnung in Quecksilber, wie ein Torricelli-Rohr, vertikal aufgestellt ist. Sobald dies geschehen, nimmt man nun wahr, wie der Kautschukschlauch, soweit er nicht dem Glasrohr anliegt, seine zylindrische Gestalt einbüßt und sich ebenso wie bei dem Versuche von van der Mensbrugghe die Papierröhre, abplattet. Und diese Abplattung bleibt auch im Vakuum bestehen, vorausgesetzt, daß der Apparat (etwa nach der von mir „Flora" 1905, p. 466 zu Fig. 1*a* gegebenen Anleitung) gut ausgekocht und auch das Eindringen von Luft beim Einstellen der Rohrmündung in das Quecksilber des Napfes vermieden worden ist. In diesem Falle fällt das Quecksilber nämlich ebensowenig wie bei dem eben aus der „Flora" angezogenen Versuche herunter, sondern bleibt, selbst wenn das Vakuummeter im Rezipienten annähernd Null zeigt, am Wasser des Kölbchens g haftend, in seiner ursprünglichen Länge von beispielsweise 15 cm im Rohre aufgehängt. Auf welche andere Ursache man die dabei unverändert bleibende Deformation des Kautschukschlauches zurückführen könnte, als auf das Gewicht dieser Quecksilbersäule, ist mir unerfindlich. Nachdem jede pressende Wirkung des Luftdruckes auf die Außenwände des Schlauches durch das Evakuieren ausgeschlossen ist, kann es doch nur ein Zug der eingeschlossenen Flüssigkeit auf die Innenwände sein, der den Schlauch trotz seines erheblichen elastischen Widerstandes verhindert, seine zylindrische Rundung wiederherzustellen. Die Quecksibersäule zieht aber ohne Zweifel nicht nur an den inneren Schlauchwänden, sondern mit noch stärkerer Kraft an dem höher gelegenen Wasser im Kölbchen.



Figur 2.

Im Vakuumheber liegen aber, wenn sich das Wasser im Buge innerhalb des ruhenden Quecksilberfadens befindet, die Verhältnisse

durchaus nicht wesentlich anders. Der Spannungszustand dieser Wassermenge wird einfach durch die Länge der daranhängenden Quecksilbersäulen bestimmt, insofern man, da es sich für uns nur um große Maßstäbe und nicht um peinliche Genauigkeit handelt, von der Gegenwart des übrigen Wassers im Heber absehen kann. — Sind aber die Quecksilbersäulen beider Heberschenkel ungleich lang, d. h. befindet sich die Flüssigkeit im Heber in Bewegung, so hat dies auf den Spannungszustand einer Wassersäule, die gerade den oberen Bug des Hebers passiert, keinen erheblichen Einfluß, solange die Niveaudifferenzen des fließenden Hebers, wie stets bei unseren Versuchen, gering bleiben. Nach Bernoulli wird nämlich der Druck innerhalb einer frei ausströmenden Flüssigkeit durch die Formel bestimmt[1]):

$$P = P_0 + \left(h - \frac{v^2 - v_0^2}{2\,g}\right),$$

worin alle Größen in demselben Längenmaß, etwa in Metern der betreffenden Flüssigkeit, ausgedrückt sind, P den inneren Druck in der Entfernung h vom oberen Flüssigkeitsniveau des zu entleerenden Gefäßes, P_0 den äußeren Druck und v_0 die Geschwindigkeit der Bewegung in diesem Niveau, ferner v die Strömungsgeschwindigkeit in der Entfernung h und endlich g die Beschleunigung der Schwere bedeutet. Hierbei ist h positiv oder negativ zu nehmen, je nachdem die Stelle, für welche der Druck P bestimmt werden soll, unter oder über jenem Niveau liegt. Wäre nun zB. in einem Vakuumheber von 3 m Steighöhe die Strömungsgeschwindigkeit 6 cm = 0,06 m, die Geschwindigkeit, mit der der Spiegel im oberen Gefäße sinkt, etwa 0,003 m, so ergäbe die obige Formel für den Gipfel des Hebers, da ja der äußere Druck P_0 im Vakuum nur durch den zu vernachlässigenden Dampfdruck repräsentiert wird, $P = -3 - \frac{0{,}0036 - 0{,}000\,009}{20} = -3 - 0{,}0018$. Der Wert des Quotienten $\frac{v_2 - v_0^2}{29} = 0{,}0018$ kommt also tatsächlich, als zu geringfügig, gar nicht für uns in Betracht.

Mit der Frage, ob es berechtigt ist, im Innern von Flüssigkeitssäulen oder -schichten, die zwischen festen Wänden entweder kapillar oder durch Heberwirkung aufwärts befördert oder durch

1) Siehe Wüllner, Lehrb. d. Exp. Physik 1895, I, p. 472 und van der Mensbrugghe, Contribution à la theorie du siphon, a. a. O., p. 3 des S.-A.



Adhäsion aufgehängt sind, von Zugspannungen zu reden, haben wir nun einen der Haupteinwände berührt, den Weinhold meiner Darstellung der Heberverhältnisse noch entgegenhält (vgl. oben p. 580). Wie mir scheint, entspringen aber die Differenzen unserer Ansichten größtenteils ein und derselben Quelle, nämlich einer prinzipiellen Verschiedenheit unserer Auffassungen über die Rolle, welche der Kohäsion bez. dem Oberflächendruck bei Flüssigkeiten zukommen. Weinhold sucht nämlich den Begriff der Kohäsion gänzlich auszuscheiden, oder doch ihre Einbeziehung in den ursächlichen Zusammenhang beim Heber zu vermeiden, gleich als ob eine Kohäsion bei Flüssigkeiten gar nicht existiere oder wenigstens von einer Beteiligung derselben beim Hebervorgang nicht die Rede sein könne. Da diese Streitfrage aber für unser Thema von grundlegender Bedeutung ist, so können wir nicht umhin, uns hier eine Weile mit ihr zu beschäftigen.

Weinholds Standpunkt kommt zunächst darin zum Ausdruck, daß er die Grenze durchaus nicht anerkennt, die ich mit Rücksicht auf die Kohäsionsverhältnisse zwischen dem eigentlichen „ununterbrochenen Flüssigkeitsheber" und zwischen ähnlich gestalteten Apparaten gezogen wissen will, in welchen Flüssigkeitsmengen, die durch Luft unterbrochen sind, oder Gase durch den Luftdruck befördert werden, vielmehr seinerseits zwischen Luftdruck- und Oberflächendruck-Hebern unterscheidet. Zu den ersteren rechnet er nicht nur den „Gasheber" und den „unterbrochenen", sondern auch den gewöhnlichen Heber, während er den Vakuumheber zum Oberflächendruck-Heber stempelt. Er hält also den Umstand, daß Flüssigkeitsmengen, die durch Luft vollständig voneinander geschieden sind, keinen unmittelbaren Zusammenhang zueinander haben, und daß die Gasteilchen sogar voneinander wegstreben, für ganz nebensächlich und schreibt selbst beim Vakuumheber die Übertragung der Übergewichtswirkung vom längeren Heberschenkel auf den kürzeren und auf das Niveau des höherliegenden Gefäßes nicht, wie ich, der Kohäsion, sondern dem Oberflächendruck zu. Auch seine oben besprochene Opposition gegen die Annahme einer Zugspannung im Heber hängt mit dieser Auffassung zusammen; durch sie wird er bewogen, statt einer Zugwirkung nur eine Verringerung der durch den Oberflächendruck erzeugten Kompressionsspannung zuzulassen.

Halten wir uns nun, um nicht zu weit auf rein-physikalisches Gebiet abzuschweifen, lediglich an unseren Versuchsapparat, den

Vakuumheber, so ist es mir zunächst ganz unverständlich, wie Weinhold dazu kommt, Molekularkräfte von Flüssigkeiten, die innerhalb ihrer ganzen Masse herrschen, ausschließlich auf die Oberfläche beschränken zu wollen und ihre Wirksamkeit im Innern zu leugnen. Wie kommt denn nach der molekularen Auffassung der sog. „Oberflächendruck" überhaupt zustande? Doch nur durch die Anziehung, die die oberflächlich gelegenen Teilchen einer Flüssigkeit von den zunächst gelegenen Molekülen der Innenschichten erfahren. Ist aber diese Attraktionskraft nur auf die Teilchen der äußeren Zone beschränkt und nicht vielmehr eine allgemeine Eigenschaft sämtlicher Moleküle? Wenn man sagt, die Anziehung mache sich im Innern nicht bemerkbar, weil sie auf jedes einzelne Molekül von allen Seiten gleichmäßig wirke, so soll doch damit nur zum Ausdrucke gebracht werden, daß sich die Bewegungsmomente der an jedem einzelnen Teilchen angreifenden Attraktionskräfte gegenseitig aufheben, so als ob diese Kräfte gar nicht beständen. Man will aber damit die Existenz dieser Attraktion auch im Innern durchaus nicht bestreiten und darf daher auch die statische Bedeutung derselben nicht vernachlässigen. Denn diese Attraktion zwischen je zwei Teilchen wirkt dauernd einer Trennung derselben voneinander entgegen; auf ihr beruht also die Kohäsion. Der Bonner Physiker Kayser identifiziert sogar die Kohäsion geradezu mit der Attraktion, indem er in seinem Lehrbuch d. Exp. Physik (1900, III. Aufl., p. 95) ausspricht: „Man bezeichnet diese Anziehungskraft zwischen gleichen Teilchen, . . als Kohäsion"[1]). Hiernach beruht also beispielsweise der Zusammenhalt der Flüssigkeit im Vakuumheber nicht, wie Weinhold will, auf dem Oberflächendruck, sondern es ist umgekehrt: der Oberflächendruck ist zurückzuführen auf das Zusammenhalten der Teilchen, auf ihre Attraktion oder Kohäsion. Eine solche Auffassung hat auch Kayser an der zitierten Stelle zum Ausdruck gebracht, denn diese lautet vervollständigt: „Man bezeichnet diese Anziehungskraft zwischen gleichen Teilchen, welche die Oberflächenspannung hervorbringt, als Kohäsion." (Hierbei ist zu bemerken, daß Kayser den Ausdruck „Oberflächenspannung" im gleichen Sinne mit unserer Bezeichnung „Oberflächendruck" gebraucht.)

---

1) Vgl. Warburg, a. a. O., p. 94: „Man nennt die molekulare Anziehung, welche Wasser auf Wasser ausübt, eine Kohäsionskraft."

Von dem Begriffe des Oberflächendruckes macht man sich überhaupt, wie mir scheint, vielfach unklare Vorstellungen. Die Flüssigkeitsteilchen sind durch die überaus starke Anziehung, die sie aufeinander ausüben, so eng aneinander gedrängt, daß ältere Versuche die flüssigen Körper als inkompressibel erscheinen ließen und daß nach neueren Erfahrungen immerhin sehr beträchtliche Drucke nötig sind, um sie auch nur um kleine Beträge zusammenzupressen. Man kann nun bei der Betrachtung ihrer Volumenverhältnisse und namentlich beim Vergleich flüssiger und gasförmiger Zustände von diesen Attraktionskräften ganz abstrahieren, wenn man sich die enge Lagerung der flüssigen Moleküle durch eine entsprechend große, von außen auf die Oberfläche der Flüssigkeit wirkende Druckkraft ersetzt denkt[1]). Van der Waals hat dies derart zum Ausdruck gebracht, daß er in der bekannten Zustandsgleichung der idealen Gase $pv = RT$ (worin p den äußeren Druck, v das Volum, T die absolute Temperatur und R eine Konstante bedeutet) die Größe p um einen Summanden $\frac{a}{v^2}$ vermehrte, der ursprünglich den Betrag der Attraktion rechnungsmäßig darstellt, und somit der Konstanten K von Laplace entspricht, in der veränderten Zustandsgleichung aber neben dem äußeren Luft-, Dampfdruck usw. als äußerer Druck auf die Oberfläche, kurz als ein für die betreffende Flüssigkeit spezifischer „Oberflächendruck“ erscheint. Van der Waals selbst hat diese Größe im Hinblick auf seine Berechnung auch als Maß der Kohäsion bezeichnet (s. die Vorrede zur ersten Auflage seines bek. Werkes: Die Kontinuität des gasförmigen und flüssigen Zustandes, 1899, p. III).

Was nun dieses „Maß der Kohäsion“ anbetrifft, so bleibt es allerdings sowohl bei meiner, als bei Weinholds Auffassungsweise im Dunkeln, warum die durch Versuche feststellbare Kohäsionsfestigkeit so außerordentlich hinter dem theoretisch berechneten Werte des Kohäsionsmaßes zurückbleibt. Jedoch findet dieser Umstand in gewissem Sinne eine Parallele in der allbekannten Tatsache, daß sich auch an der Oberfläche von Flüssigkeiten selbst bei niederen Temperaturen eine beträchtliche Anzahl Teilchen von den benachbarten losreißen und in Dampfform übergehen, trotzdem

1) Vgl. Walker-v. Steinwehr, Einführung in die phys. Chemie, 1904, p. 114: „Die Wirkung der gegenseitigen Anziehung der Teilchen ist die gleiche, als wenn ein noch dazukommender Druck das Gas komprimieren würde.“

sie derselben Molekularattraktion unterliegen wie die Teilchen im Innern. Wir dürfen also wohl die Erledigung der zuletzt erwähnten Unklarheit der Zukunft überlassen.

Jedenfalls ergibt sich aber aus dem Gesagten, daß nach der Molekulartheorie von den zwei Begriffen der Kohäsion und des Oberflächendrucks nicht der letztere, sondern der erstere das prius ist. Man stellt die Sache also auf den Kopf, wenn man im Vakuumheber statt der Kohäsion den Oberflächendruck wirken läßt. Zur Vermeidung von Mißverständnissen sei übrigens hier angemerkt, daß, wenn ich in der „Flora" 1904, p. 127 ff. den Heber als Kohäsions- oder Binnendrucksmechanismus charakterisiert habe, dem Worte „Binnendruck" nicht, wie es bisweilen üblich ist, dieselbe Bedeutung wie die Bezeichnung „Oberflächendruck" beigelegt sein soll. Wenn man nämlich die Differenzen der lokalen inneren oder Binnendrucke, wie sie durch die verschiedene Höhenlage der einzelnen Flüssigkeitsschichten oder event. durch örtlich beschränkte Ansammlungen gelöster Substanzteilchen hervorgebracht werden, gegenüber dem hohen Betrage der Attraktion oder des Oberflächendruckes vernachlässigt und den Binnendruck demnach überall gleich annimmt, so ist es gestattet, diesen mit dem Oberflächendruck gleich groß oder gleichbedeutend anzunehmen. Beim Heber und bei osmotischen Apparaten sind aber gerade diese Binnendrucksdifferenzen die wirksamen Bewegungsursachen; in diesem Sinne ist es zu verstehen, wenn sie als Binnendrucksmechanismen hingestellt werden, um sie mit einem Worte von den Einrichtungen zu unterscheiden, die des Luftdruckes als treibender Kraft bedürfen.

Hiermit hoffe ich nun die Sachlage soweit geklärt zu haben, daß wir zu der im Anschluß an Fig. 2 behandelten Frage zurückkehren dürfen, ob wir im Gegensatz zu Weinhold auch theoretisch berechtigt sind, die Schwerewirkung des Übergewichts im längeren Heberschenkel als Zug zu charakterisieren. Es sei gestattet, die Erörterung dieser Frage an ein anschauliches Beispiel zu knüpfen. Auf einer glatten Fläche seien eine Anzahl gleicher, leichter Stahlstäbchen in einer Reihe hintereinander angeordnet. Wenn wir sie (etwa durch einen elektrischen Strom) genügend stark magnetisieren, so rücken sie infolge der magnetischen Anziehung enger aneinander. Diesem Vorgang entsprechend verkürzt sich bekanntlich auch jeder Eisenstab beim Magnetisieren, indem die Molekularmagnete, aus denen er der Theorie nach zusammengesetzt sein soll, sich ordnen

und, ähnlich wie die Glieder unserer magnetisierten Kette, zusammenrücken. Wir haben hier eine Einwirkung der Attraktion vor sich, die der fingierten Einwirkung eines äußeren Oberflächendruckes bei Flüssigkeiten gewissermaßen entspricht. Legen wir nun unsere magnetische Kette über eine bewegliche Rolle, so daß beiderseits zunächst gleich lange Stücke der Kette herabhängen, so ist doch nicht zu bestreiten, daß die unteren Stäbchen infolge ihrer Schwere einen Zug auf die oberen ausüben. Fügen wir ferner auf der einen Seite unten noch einige magnetische Stäbchen hinzu, so wird die Zugwirkung auf dieser Seite unstreitig erhöht. Diese Zugvermehrung pflanzt sich infolge der Attraktion rasch bis zu den obersten Stäbchen fort und bewirkt eine Drehung der Rolle und damit das Herabsinken der Kette. In entsprechender Weise kommt aber auch im Heber infolge der Kohäsion, und man möchte fast sagen, trotz des von Weinhold ins Gefecht geführten Oberflächendruckes, eine Zugspannung zustande.

Hiermit sind aber noch nicht alle Differenzpunkte gegenüber Weinhold erledigt. Weinhold bespricht nämlich auch den Fall, daß das obere Gefäß des Vakuumhebers mit Flüssigkeit vollständig gefüllt ist. In diesem Falle fließt der Heber nämlich nicht. Nach meiner Auffassung ist dies selbstverständlich, weil die Oberfläche der Flüssigkeit im Gefäße durch ihre Adhäsion an seiner Innenwand festgehalten wird und die Kohäsion das Abreißen der inneren Flüssigkeitsmasse von ihren oberflächlichen Schichten nicht gestattet. So wird eine bewegende Wirkung des Übergewichtes der anderen Seite, ebenso wie bei einer über eine Rolle geführten ungleicharmigen Kette, deren kürzeres Ende durch einen Haken an seinem Platze festgehalten ist, gänzlich verhindert. Weinhold stellt die Sache dagegen so dar, als ob der Oberflächendruck durch die enge Berührung mit der festen Wand aufgehoben wäre. Dann müßte man sich also auch in einer Flasche, die nur zum Teil mit Flüssigkeit gefüllt ist, den Oberflächendruck nur an der freien Flüssigkeitsfläche wirksam denken, und es wäre unbegreiflich, wie zB. eine dünnwandige Kochflasche unter diesen Umständen dem einseitigen Druck von mehreren tausend Atmosphären standhalten sollte, der von der freien Oberfläche ausgehen soll.

Desgleichen erklärt Weinhold die Wirkung des Oberflächendruckes für bedingungslos aufgehoben, wenn in der Flüssigkeit nur eine irgendwie „merkliche“ Spur von Luft aufgelöst wäre. Ist denn diese Luft in anderer Weise gelöst als etwa Chlorwasserstoff

oder Ammoniakgas in der Salzsäure oder der Ammoniakflüssigkeit, so lange diese Lösungen dem Henryschen Gesetze folgen? Und ist ein wesentlicher Unterschied zwischen wässerigen Lösungen von Gasen und festen Stoffen wie Zucker, Salzen usw. anzunehmen, während für alle diese Lösungen die osmotischen Gesetze gleichmäßig gelten? Wie könnten denn in Gaslösungen erhebliche osmotische Drucke zustande kommen, wenn durch die Anwesenheit der gelösten Molekeln der Oberflächendruck oder die Kohäsion aufgehoben wäre? Der Oberflächendruck oder die Kohäsion wird doch erst dann außer Kraft gesetzt, wenn sich die gelösten Molekeln ausscheiden und aus dem Zustande der Lösung in den gasförmigen zurückkehren. Man bedenke ferner auch, daß alle unsere Vakuumheber, wie später ausführlich dargelegt werden soll, noch erhebliche Spuren von Luft enthalten. Wodurch sollen sie nach Weinhold denn im Gange erhalten werden, wenn nach Weinholds Auffassung wegen des Luftgehaltes der Oberflächendruck und wegen des Vakuums auch der Luftdruck ausscheidet? Bei welchem Luftgehalt will denn Weinhold überhaupt zwischen Luftdruck- und Oberflächendruckhebern die Grenze ziehen?

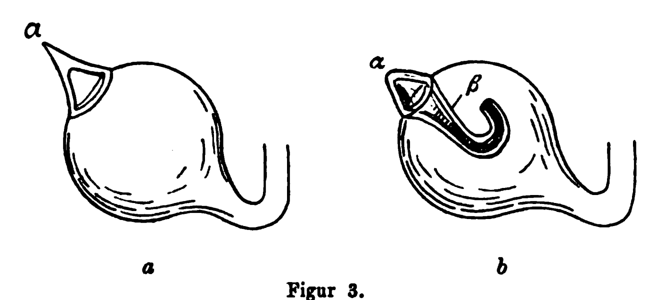
In alle diese Schwierigkeiten verstrickt sich Weinhold, weil er die Kohäsion als den Faktor, der die Flüssigkeit sowohl im gewöhnlichen wie im Vakuumheber zusammenhält, nicht anerkennen will. Beim gewöhnlichen Heber ist der Luftdruck zum Betrieb nötig, insofern er das Freiwerden von Luft- und Dampfblasen verhindert und somit jedes Flüssigkeitsteilchen innerhalb der Attraktionssphäre seiner Nachbarteilchen erhält, d. h. die Kohäsion sichert. Bei einem genügend entlüfteten Heber ist diese Sicherung durch den Luftdruck überflüssig, weil die Wasserteilchen ohne das Vorhandensein benachbarter Luftkerne schwer in Dampfform übergehen[1]). Diese Anschauungsweise gewährt eine viel einheitlichere und widerspruchsfreiere Vorstellung von dem Hebervorgange, als diejenige, die Weinhold im Anschluß an die ältere Hebertheorie noch festzuhalten bemüht ist.

---

1) Nach Walker-v. Steinwehr, Einführung in die physik. Chemie 1904, p. 129: „... kann Wasser, wenn es frei ist von gelösten Gasen, auf 200° oder noch höher bei Atmosphärendruck erwärmt werden, ohne zu kochen."

2. Besondere Einrichtung und Verwendungsweise des Vakuum-Überhebers.

Der ursprüngliche Vakuumheber Weinholds litt an dem Übelstande großer Bruchgefahr, der einen Bahntransport ausschloß und sich namentlich bei langen Hebern auch bei der Anstellung von Versuchen fühlbar machen würde. Zum Zwecke des Entlüftens ist es nämlich notwendig, mindestens an einem der Hebergefäße während der Herstellung eine Öffnung zu lassen, aus der Luft und Dampf entweichen kann, und die nach dem Evakuieren in Form einer Spitze zugeschmolzen wird.

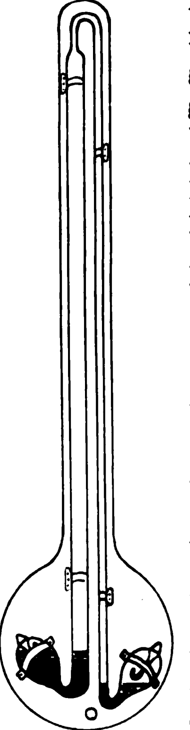


Figur 3.

Diese in Fig. 3*a*, welche die ursprüngliche Form eines solchen Hebergefäßes darstellt, mit *α* bezeichnete Stelle ist nun der verwundbarste Teil des Apparates. Denn wenn auf dieselbe in heftigem Stoße Quecksilber anprallt, so ist bei der Spannung, die nach dem Abschmelzen dort zurückbleibt, das Absprengen der Spitze fast unvermeidlich. Durch Einfügung des gebogenen Glasröhrchens *β* der Fig. 3*b* in die gefährdete Region der Glasbirne ist diesem Übelstande aber wirksam abgeholfen worden. Beim Entlüften gestattet es den Gasen und Dämpfen den Austritt, da es während dieser Operation bei *α* noch offen ist. Daß beim Zuschmelzen dieser Öffnung eine erhebliche Spannung bei *α* zurückbleibt, ist auch durch die Einsetzung des Röhrchens nicht zu vermeiden, wohl aber, daß beim Transport oder bei der Versuchsanstellung die Wucht eines Quecksilberanpralls auf eine gespannte Glaspartie trifft. Denn von der anprallenden Quecksilbermenge dringt höchstens ein kleiner Teil in das Röhrchen ein. Und auch die Stoßwirkung dieser geringen Quecksilbermenge wird durch die Krümmung des Röhrchens und dadurch, daß in ihm gewöhnlich Wasser kapillar zurückgehalten ist, sehr gemildert. Infolgedessen ergießt sich das zuströmende Quecksilber der Hauptmasse

nach auf das Gewölbe der oberen Wand des birnförmigen Gefäßes und verteilt sich rings um die Ansatzstelle des Röhrchens, ohne Schaden anzurichten.

Eine zweite Veränderung, die ich an dem ursprünglichen Vakuumheber Weinholds vornahm, ist insofern von botanischem Interesse, als die Gefäße der Phanerogamen nicht mit Röhren von durchweg gleichbleibender Weite vergleichbar, sondern durch Querwände mit engeren Durchbohrungen gefächert sind. Es mußte also festgestellt werden, ob die Kontinuität der strömenden Flüssigkeit durch den Übergang eines weiten in ein engeres Rohrkaliber nicht gestört würde. An einer Anzahl der zu unseren Versuchen benutzten Vakuumheber ist daher die Einrichtung getroffen worden, daß die beiden Heberschenkel beträchtliche Unterschiede in der Weite aufweisen. Die Fig. 4 stellt einen derartigen Heber dar.



Figur 4.

Es hat sich herausgestellt, daß derartige „asymmetrische“ Heber ebenso funktionieren, wie die gleichkalibrigen der Fig. 1. Über die physikalischen Schlüsse, die sich hieraus ergeben, ist in der Zeitschr. f. phys. u. chem. Unterricht 1905, p. 285 berichtet worden.

Um die Vakuumheber Weinholds den Verhältnissen des Pflanzenorganismus möglichst anzupassen, hielt ich lange Zeit die Abänderung derselben noch nach einer dritten Richtung hin für unerläßlich. Ich vermutete nämlich, daß es nötig sei, das Lumen der Heberrohre so eng wie möglich zu nehmen. Die Leitungsbahnen der meisten Pflanzen sind ja, wenn sie auch in Lianenstämmen ausnahmsweise eine Weite von 0,5 mm erreichen (vgl. Strasburger, Leitungsbahnen, p. 510), außerordentlich viel feiner als die Heberrohre von etwa 2 mm lichtem Durchmesser, die von Weinhold und meist auch von mir benutzt worden sind. Es ist aber anzunehmen, daß die Weite der Flüssigkeitsbahnen einen beträchtlichen Einfluß auf die Stabilität der Flüssigkeiten ausübt. Man erinnere sich nur daran, wie schwierig es manchmal ist, in einem engen Thermometerrohr, dessen Quecksilbersäule teilweise zerrissen und in kurzen Stücken über das Rohr zerstreut ist,

durch Stöße die Wiedervereinigung derselben herbeizuführen; oder man denke an den hohen Widerstand, den in einem engen Rohre eine Jaminsche Luft-Wasser-Kette der Verschiebung entgegensetzt. Beim Wasser kommt aber namentlich in Betracht, daß sein Übergang aus dem flüssigen Zustande in Dampfform, auf dem ja das Zerreißen gewöhnlich beruht, durch seinen Einschluß in Kapillaren verzögert wird. Wenigstens hat Nägeli in den Ber. d. Bair. Akad. d. Wiss. 1866, I, p. 366 die Beobachtung mitgeteilt, daß Wasser unter der Luftpumpe in engen Röhren nicht kochte, während es gleichzeitig in einem weiten Gefäße kräftig aufwallte, (vgl. Askenasy, a. a. O., p. 17 des S.-A.).

Die Herstellung sehr enger Heber von großer Länge erwies sich aber schwierig. Daher bin ich bei Weiten von ca. 0,5 mm stehen geblieben; um so mehr, als es sich im Laufe der Versuche herausstellte, daß auch die gewöhnlichen weiten Heber Schlüsse auf die Kohäsion kapillarer Wasserströme erlauben, und die Anfertigung englumiger Heber somit überflüssig erschien.

Dies wird man verstehen, wenn man erwägt, daß auch in einem Heber, der von einem ununterbrochenen Quecksilberstrome durchflossen wird, nicht allein diese Quecksilbermasse, sondern auch der Wassermantel, der sie umhüllt und an der Wand des Hebers festhält, auf Kohäsion in Anspruch genommen ist. Am stärksten wird dieser Spannungszustand der Wasserhülle selbstverständlich wieder im obersten Bug des Hebers sein, und zwar an der Stelle, wo diese zwischen die äußere konvexe Fläche des Quecksilberstroms und den höchstgelegenen Teil der Innenwand des Heberrohrs eingeschoben ist. Würde das Wasser dort nicht vorhanden sein, so würde sich die Quecksilberkuppe von der Glaswand ablösen und abschnüren, so daß die Quecksilbersäulen rechts und links herabsänken. Indem jene Wasserhülle aber, einerseits am Glase, andererseits am Quecksilber adhärierend, das Herabfallen des letzteren verhindert, muß sie die gesamte Last des Metallgewichtes beider Heberrohre tragen; nicht anders, als wenn das Wasser ein das ganze Lumen ausfüllendes Säulchen bildete. Hieraus geht hervor, daß, wenn in einem weiten Heber von 4 m Steighöhe ein ununterbrochener Quecksilberstrom, ohne zu reißen, fließt, nicht allein das Quecksilber, sondern auch das Wasser einem Zuge von 5 Atm. widerstehen muß.

Es läßt sich aber ferner auch nachweisen, daß sich die eben erwähnte Kohäsionsprobe nicht auf ruhendes Wasser, sondern auf

Wasser im Zustande der Bewegung bezieht. Dies ist besonders hervorzuheben, weil man die Vermutung hegen könnte, die Wasserhülle zwischen Quecksilber und Glaswand sei so zart, daß sie als ein einziges ruhendes Wasserhäutchen aufgefaßt werden dürfe, an dem das Quecksilber wie an einer festen Wand vorbeiströme. Durch verschiedene Tatsachen wird eine solche Anschauung aber ausgeschlossen. Erstlich ist bereits früher erwähnt worden, daß das Wasser von dem Quecksilberstrome oft so reichlich mitgerissen wird, daß es innerhalb der äußeren Zone nicht mehr Raum genug findet, sondern sich an irgend einer Stelle des Hebers (vornehmlich allerdings, wie früher dargelegt, an seinem Gipfel, aber nicht ausschließlich dort) zu einem Säulchen zusammenballt, das sich zwischen das flüssige Metall einschiebt und mitwandert. Jedoch auch dann, wenn diese Bildung von Wassersäulchen unterbleibt, kann man aus der Zunahme des Wasserquantums im unteren Gefäße direkt erschließen, daß eine reichliche Menge desselben von dem Quecksilberstrome in Form eines diesen Strom umgebenden Mantels mitgeführt wird. Ferner ist in dem absteigenden Heberrohre bei raschem Fließen nicht selten wahrzunehmen, daß sich an der Peripherie des Quecksilbers irgendwo ein Wasserquantum von dem übrigen Teil der Hülle absondert und, trotzdem das Quecksilber stetig abwärts fließt, infolge seines geringeren spezifischen Gewichtes, dem allgemeinen Strom entgegen, aufwärts wirbelt. Tritt dieser Fall nicht von selbst ein, so läßt er sich zuweilen dadurch herbeiführen, daß man das Heberrohr in der Nähe eines mitgerissenen Wassersäulchens stark beklopft und so dieses zur Zerteilung veranlaßt. Ja, die Wasserhülle ist nicht einmal von dem Zeitpunkt an als ruhend zu betrachten, wenn die Strömung des Quecksilbers zum Stillstand gekommen ist und somit die scherende Einwirkung des Quecksilberstromes auf die zunächst liegenden Schichten des Wassermantels aufgehört hat. Denn wenn man den Heber in scheinbarem inneren Ruhezustande hängen oder stehen läßt, bemerkt man nach einiger Zeit an seiner höchsten Stelle im Buge eine Wasseransammlung, die mehr und mehr zunimmt und das Quecksilber nach unten drückt, den Metallfaden also ein- und zuletzt abschnürt, so daß im Buge ein Wassersäulchen entsteht, das noch längere Zeit an Ausdehnung zunimmt und auf eine Länge von 1 oder 2 cm oder mehr anwachsen kann. Offenbar wandert ein Teil des Wassers der Hülle an dem ruhenden Quecksilber vorbei, wegen seines geringeren spezifischen Gewichtes,

in beiden Heberschenkeln aufwärts; eine Tatsache, die schon allein für sich keinen Zweifel daran lassen würde, daß der Wassermantel, während das Quecksilber fließt, erst recht nicht als ruhendes Häutchen aufgefaßt werden darf. Neigt man den Heber in dem beschriebenen Zustande ein wenig nach links und nach rechts, so daß die Wassersäule aus dem Bug in den oberen Teil der geraden Heberrohre getrieben wird, so verschwindet sie dem Auge sehr bald, indem sie sich wieder an der Glaswand verteilt.

Es sei hier übrigens gleich bemerkt, daß die Vermutung, die Wasserströme vertrügen bei kapillaren Dimensionen eine höhere Kohäsionsspannung als bei groben, durch die Erfahrung Bestätigung gefunden hat. Denn die Heber, namentlich die langen, funktionieren meist sicherer, wenn sich das vom Quecksilber mitgeführte Wasser auf die äußere Hülle beschränkt, als wenn es sich zu Säulchen sammelt, die den ganzen Durchmesser des Heberrohres einnehmen. Ja, die Versuchsergebnisse können den Eindruck erwecken, als ob die Stabilität der Heberflüssigkeit auch noch von dem Dickenmaß der Wasserhüllschicht selbst abhängig sei, und zwar mit abnehmender Wandstärke derselben noch wachse. Die Versuche mit den Überhebern gelingen nämlich am sichersten, wenn man die Apparate vorher längere Zeit so aufgehängt hat, daß die Gefäße nach oben, der Heberbug somit abwärts gerichtet und die Rohre bis oben hin mit Quecksilber erfüllt waren. Diese Tatsache kann man ja so deuten, daß das Wasser, das sich ursprünglich rings um das Quecksilber in den Heberrohren befunden hat, und dem, wie wir oben berichtet haben, infolge seines geringeren spezifischen Gewichtes ohnehin die Tendenz innewohnt, nach oben zu wandern, durch den starken Druck der langen Quecksilbersäulen z. T. nach aufwärts gepreßt und damit die Dicke der Wasserhüllschicht auf ein geringeres Maß reduziert worden ist. Es kommt aber wahrscheinlich noch ein zweites Moment hierbei in Betracht, nämlich der Umstand, daß minimale Luftreste, die sich etwa irgendwo an der Glaswand ausgeschieden oder angesammelt haben, durch den hohen Druck in Lösung übergeführt und mit dem aufwärts wandernden Wasser aus den Rohren weggeschafft worden sind. Es leuchtet ein, daß auf diese Weise gerade diejenigen Stellen des Hebers, an denen nach dem Aufrichten des Apparates, während die Flüssigkeit in ihm strömt, die Spannung und daher auch die Rißgefahr am größten ist, nämlich die Gipfelpartien des Hebers, bei der angegebenen Behandlungsweise durch den Quecksilberdruck

am meisten von Luft und überschüssigem Wasser gesäubert sind, weil sie während der vorhergegangenen Ruhezeit dem stärksten Drucke ausgesetzt waren.

Wenn man nun bei der Anstellung von Versuchen aus den eben besprochenen Verhältnissen Vorteil ziehn, d. h. sie benutzen will, um ein möglichst ungestörtes Fließen des Hebers herbeizuführen, so muß man vermeiden, daß in die wasserarm gewordenen Rohre wieder eine reichliche Wassermenge gelangt, wenn man ihn in Betrieb setzt. Während aber der Heber in umgekehrter Stellung mit aufwärts gerichteten Gefäßen hängt, ist die Quecksilbersäule der Rohre von der Quecksilbermasse, die in den Gefäßen zurückgeblieben ist, durch einen großen Zwischenraum, getrennt, der flüssiges oder dampfförmiges Wasser enthält. Wird der Apparat nun sofort wieder in die aufrechte Stellung mit aufwärts gerichtetem Bug gebracht, so fließt zwar der Quecksilberfaden, der das enge Heberrohr erfüllt, für sich ungestört in den tiefer gelegenen Glasbehälter ab; er reißt dabei aber unten ab oder er zieht aus dem oberen Behälter zunächst nicht Quecksilber, sondern erst eine größere Wassermenge hinter sich her, auf die das Quecksilber günstigen Falls erst folgt. Daher tut man gut, ehe man den Heber aufrichtet, erst den Anschluß des Quecksilbers im kürzeren Heberschenkel an die Quecksilbermasse des anstoßenden Gefäßes herbeizuführen.

Ist dieses in der Weise, wie weiter unten geschildert, erreicht, so hat man besonders für die Versuchsanstellung mit Hebern von mehreren Metern Länge darauf zu achten, daß, wenn man den Apparat nunmehr in Betrieb setzt, keine unregelmäßigen Schüttelbewegungen eintreten. Um diese zu vermeiden, habe ich die langen Heber anfangs auf einer stählernen Rolle befestigen lassen, die sich mit geringer Reibung um eine darin wohl eingeschliffene und in einer massiven Mauer angebrachte Stahlachse drehte. Es hat sich aber nachher herausgestellt, daß dieses Hilfsmittel unnötig und ein sicheres Experimentieren auch aus freier Hand leicht erreichbar ist, wenn man nur nachfolgende Vorsichtsmaßregeln innehält. Zunächst ist es von Wichtigkeit, an welcher Stelle der Apparat mit der Hand gehalten wird. Daß sich die Bewegungen des Tragbrettes, auf dem der Glasapparat befestigt ist, am ungezwungensten und mit dem geringsten Widerstand vollziehen, daß also auch die Hand- und Armmuskeln am wenigsten angestrengt und ermüdet werden, wenn die Stelle, wo die Hand angreift, in der Nähe des Gesamtschwerpunktes liegt, ist für jeden mit der praktischen Mechanik einiger-

maßen Vertrauten leichtverständlich. Da man aber mit dem Apparat hantieren will, während seine Rohre von Quecksilber erfüllt sind, so ist dieser Umstand bei dem Aufsuchen der Stelle, wo das Tragbrett später beim Aufrichten mit der Hand zu halten ist, maßgebend. Es empfiehlt sich, die Stelle dieses Schwerpunktes, nachdem man sie durch vorsichtiges Ausbalancieren des Hebers auf der Handfläche oder auf einer Tischecke ausfindig gemacht hat, ein für allemal deutlich zu kennzeichnen. An dem Heber unserer Fig. 1 ist dies durch die Durchbohrung *s* geschehen.

Im Interesse solcher, die den Überheber etwa zu Demonstrationszwecken benutzen wollen, wird es sich empfehlen, eine noch spezialisiertere Gebrauchsanweisung folgen zu lassen.

a) Vorbereitung zum Versuche. Wir nehmen an, das Quecksilber sei von einem früheren Versuche her größtenteils im unteren Gefäße *u* (Fig. 1, p. 586) angesammelt. Um das flüssige Metall nun vor dem Aufhängen des Apparates in angemessener Weise in ihm zu verteilen, lege man etwa den langen schmalen Teil des Tragbrettes horizontal, aber hochkant auf eine Tischplatte, sodaß der kürzere Heberschenkel nach unten zu liegen kommt. Das Quecksilber ergießt sich nun aus dem Gefäße *u* in das längere Heberrohr, erfüllt dann auch das kürzere und sammelt sich z. T. im Behälter *o*. Ist das Heberrohr seiner ganzen Länge nach mit Quecksilber gefüllt und in *u* nur noch ein kleiner Rest mehr vorhanden, so drehe man das Tragbrett rasch um 90°, sodaß die Behälter *o* und *u* in dieselbe Horizontalebene, aber zugleich einige Dezimeter höher als der Heberbug zu liegen kommen. Hierbei reißt das Quecksilber des Gefäßes von dem Metallfaden des Heberrohres ab und sinkt herab, die Rohre jedoch bleiben bis nahe an die Gefäße heran mit Quecksilber gefüllt. In diesem Zustande wird der Apparat nunmehr mit dem Buge nach unten aufgehängt, und überhaupt, so lange man ihn nicht braucht, aufbewahrt.

b) Das Ingangsetzen des Hebers. Wie früher auseinandergesetzt wurde, ist es meist nötig, znnächst den Anschluß des Quecksilberfadens an die Quecksilbermasse des Gefäßes *o* zu bewerkstelligen. Dies geschieht folgendermaßen. Hat man einen der langen Heber vom Haken genommen, so läßt man das Tragbrett mit nach oben gewandtem Glasapparat in Form einer rechts geneigten schiefen Ebene herab, sodaß das Bug-Ende rechts den Fußboden berührt und die Gefäße noch über Kopfhöhe verweilen.

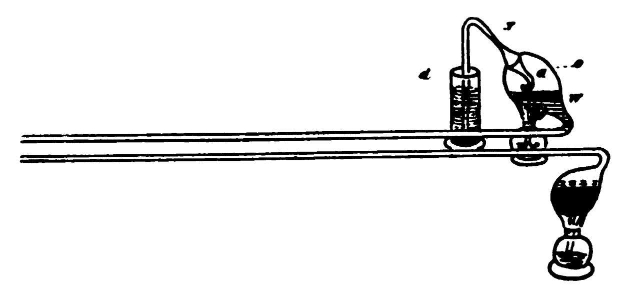
Nun verschiebt man beide Hände, bis sie die Fläche des Brettes links und rechts vom Schwerpunkte *s* von unten her so umfassen, daß sie es darauf (etwa in Hüfthöhe) leicht in horizontale Lage bringen können. Dann neigt man den Apparat ein wenig nach links und vorne, sodaß das Quecksilber des kürzeren Heberschenkels in das anstoßende Gefäß *o* abzutropfen beginnt. Nunmehr wird der Apparat durch eine kurze Bewegung der Hände rasch um 90° nach dem Experimentator hingedreht und das Gefäßende desselben sofort wieder um einige Zentimeter gehoben. Hierbei fließt das Quecksilber des Behälters *o* mit dem des Heberrohres zusammen, oder beide Quecksilbermassen bleiben höchstens durch eine kleine Wassermenge voneinander getrennt, die sich beim ferneren Hantieren mit dem Apparat bald an den Glaswänden verteilt.

Der Heber wird hierauf, so wie er nun in beiden Händen ruht, in die Höhe gehoben und mit nach rechts ausholender linker Hand um eine Vertikalachse gedreht, sodaß man ihn bequem über die rechte Schulter legen kann. Dabei achte man aber darauf, daß die Glaskugeln *o* und *u* mäßig über dem Bugende des Hebers erhöht bleiben. Kommen sie nämlich zu hoch zu liegen, so kann leicht eine größere Menge Wasser in das Rohr gelangen. Liegen sie zu tief, so entleert sich der absteigende Heberschenkel nach dem Gefäße *o* hin. — Während nun bei richtiger Handhabung des Hebers das Quecksilber langsam aus der Kugel *o* durch das ganze Rohr nach *u* hin abströmt, sucht die rechte Hand die Stelle *s* des Schwerpunktes und umfaßt den Apparat an derselben von unten her nicht weit von der rechten Schulter. Will man den Heber nun aufrichten, so wird die rechte Hand im Gelenk einfach um 90° nach vorn gedreht. Man kann den Apparat nunmehr an Ort und Stelle langsam zur Erde, etwa auf ein weiches Tuch, herablassen oder ihn auch an eine Wandfläche anlehnen, um das Fließen zu beobachten. — Bei den längeren Hebern empfiehlt es sich, ehe man sie in der angegebenen Weise aufrecht stellt, erst den größten Teil des Quecksilbers aus der Kugel *o* abfließen zu lassen (während der Heber noch auf der Schulter ruht). Denn die Niveaudifferenz, die nach dem Aufrichten zwischen beiden Behältern *o* und *u* vorhanden ist, bestimmt ja die Strömungsgeschwindigkeit der Heberflüssigkeit, und die Stabilität derselben ist größer, wenn diese Geschwindigkeit, also auch die Niveaudifferenz gering bleibt. Ist der Heber zur Ruhe gekommen, so kann man ihn zu Demonstrations-

zwecken etwa nochmals erst nach links, dann nach rechts neigen, um zu zeigen, daß das Quecksilber dementsprechend nach der einen oder anderen Seite hinüberströmt.

3. Das Herstellungsverfahren der Überheber.

Man könnte geneigt sein, es für überflüssig zu halten, wenn hier auch noch auf die Herstellungsweise der Vakuumheber eingegangen werden soll. Jedoch scheint mir eine ausführlichere Beschreibung derselben einmal im Interesse solcher angezeigt, die etwa diese Versuche wiederholen oder fortsetzen wollen, dann aber auch für die richtige Einschätzung der später mitzuteilenden Resultate geboten. Denn erst bei der Herstellung der Heber lernt



Figur 5.

man kennen, in welchem Maße der ganze Apparat und seine Füllflüssigkeit entlüftet werden müssen, um jene Ergebnisse zuzulassen. Man erfährt aber anderseits auch, daß der Begriff der Vakuumheber im gewissen Sinne ein relativer ist und die bisher dargestellten Apparate dieser Art auf absolute Luftfreiheit durchaus keinen Anspruch machen dürfen.

a) Erstes Herstellungsverfahren. Die kürzeren Heber bis zu 2,75 m Steighöhe wurden anfänglich durch einfaches Auskochen in der Weise, wie sie durch Fig. 5 gekennzeichnet ist, entlüftet.

Zur Füllung wurde außer reinem Quecksilber Wasser aus der Gehlberger Leitung verwendet, weil dieses ungemein arm an gelösten Salzen ist. Bei den kürzesten Heberformen wurde einfach abgestandenes Wasser benutzt, bei den längeren dagegen solches, das unter Zugabe der für den betreffenden Heber nötigen Quecksilbermenge längere Zeit ausgekocht worden war. Diese Flüssigkeit wurde nach mehrmaligem Erhitzen und Abkühlen der Gefäße *o*

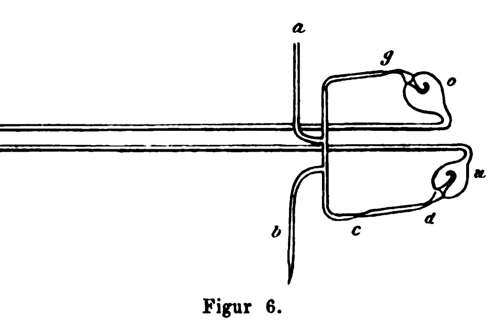
und u aus dem Becher d aufgesogen. Nach geschehener Füllung wurde dann das Wasser in o und u, um die Luft auszutreiben, durch untergesetzte Spirituslampen solange im Kochen erhalten, als es mit Rücksicht auf die Wassermenge, die im Heber zurückbleiben mußte, angängig war. Ein Übelstand war es, daß aus dem Gefäße o der Dampf nicht an der höchsten Stelle desselben entweichen konnte, sondern seinen Weg durch das Sicherheitsröhrchen nehmen mußte. Infolgedessen konnte der Raum a oberhalb des Röhrchens nicht ganz von Luft befreit werden. Dies gab sich dadurch zu erkennen, daß, wenn man nach der Beseitigung der Lampen Wasser aus dem Becherglase d zurücksteigen ließ, in a unter der Glaswölbung eine erhebliche Luftblase zurückblieb, deren Auftreten auch bei wiederholtem Kochen nicht ganz vermieden werden konnte. Wenn die Heberrohre sehr langgestreckt waren, so kam als zweiter Mangel dieses Verfahrens hinzu, daß der Wasserdampf, der von u entwich, in den langen Rohren z. T. wieder kondensiert wurde, und daß der aus u entweichenden Luft durch dieses Kondenswasser der Ausweg versperrt war. Daher blieb, namentlich bei engen Rohren von $^1/_2$ bis $^3/_4$ mm lichter Weite, nach dem Auskochen auch an der Mündung von u eine kleine Luftblase zurück. Bei der Abkühlung löste sich dieselbe ebenso wie die in a verbliebene Luftmenge im Wasser auf. Dieser Luftgehalt verhinderte zwar selbst bei den mittelgroßen Hebern bis zu 2,75 m Länge das Funktionieren derselben nicht ganz; er beeinträchtigte aber das sichere Funktionieren der Heber um so mehr, je länger diese waren.

b) Zweites Herstellungsverfahren. Um das Zurückbleiben von Luft zu vermeiden, wurde eine Töpler-Hagensche Quecksilberluftpumpe zu Hilfe genommen. Mit dieser wurden die Glasapparate evakuiert, ehe die Flüssigkeit eingebracht war, und zwar war die Einrichtung so getroffen, daß die Luft aus dem Rohrsystem von beiden Kugeln her gleichzeitig abgesogen wurde.

Zu dem Ende mußten beide Kugeln o und u mit Sicherheitsröhrchen versehen werden (s. Fig. 6). Diese vereinigten sich außen zu einem zweimal rechtwinklig gebogenen Verbindungsrohre $g\,c\,d$, von dem sich an einer Stelle das Rohr a zur Luftpumpe hin abzweigte und an einer anderen Stelle das Rohr b abging. Dieses letztere war dazu bestimmt, nach dem Entlüften die Füllung des Hebers zu vermitteln. Deshalb war es in eine feine Spitze ausgezogen. Mit dieser wurde nämlich der Apparat nach der Behandlung mit der Luftpumpe in einen Behälter eingetaucht, der die nötige

Menge Wasser und Quecksilber enthielt. Wenn die Spitze innerhalb der Flüssigkeit abgebrochen war, sorgte der äußere Luftdruck für das Eindringen der letzteren.

Vor dem Evakuieren war das Rohr *a* an die Luftpumpe angeschmolzen worden. Der Apparat blieb mit dieser mehrere Stunden hindurch in offener Verbindung und wurde während dieser Zeit zu wiederholten Malen seiner ganzen Länge nach mit der Flamme von Benzin- und Spiritus-Gebläselampen bestrichen. Als kein Bläschen mehr mittels der Pumpe herauszuschaffen war, wurde zunächst das Rohr *a* von ihr durch Abschmelzen wieder getrennt und dann auch das Verbindungsrohr beider Kugeln an den schon vorher eng ausgezogenen Stellen *c* und *d* abgeschmolzen. Hierdurch fiel das Stück *cd* aus, und die Kugel *u* erhielt zugleich ihren Abschluß nach außen.

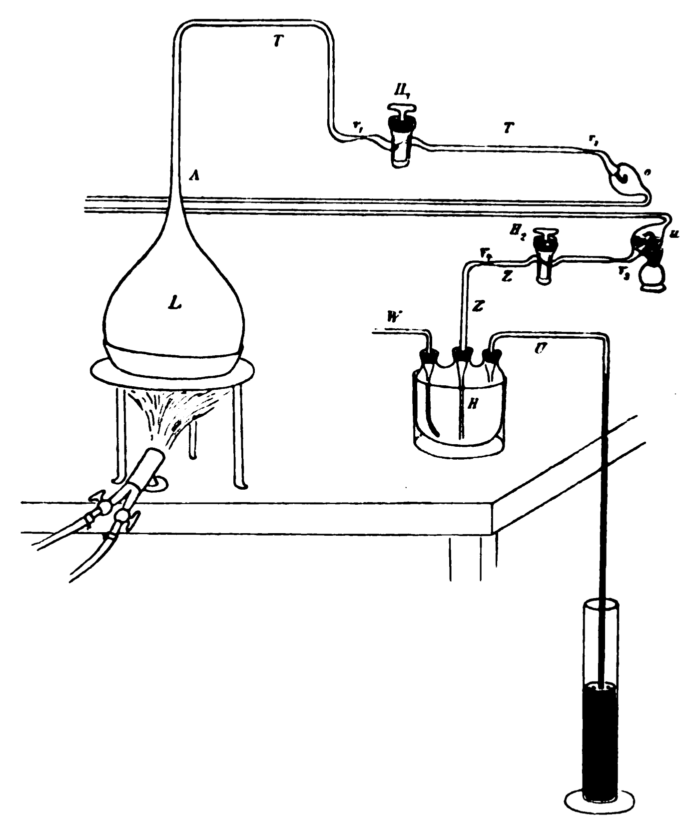


Figur 6.

Nun erfolgte, in der bereits oben angegebenen Weise, durch das Rohr *b* hindurch, die Füllung des Apparates. Hinsichtlich dieser muß ausdrücklich hervorgehoben werden, daß das dazu benutzte Wasser vorher unter Zusatz der nötigen Quecksilbermenge stundenlang teils in freier Luft teils unter der Wasserluftpumpe, im Kochen erhalten worden war und sich darnach im Vakuum dieser Pumpe abgekühlt hatte. Es war demnach mit Luft nicht anders in Berührung gekommen als beim Eingießen in das Becherglas, aus dem es vermittels des Rohres *b* in den Heber gelangte. Trotz aller dieser Vorsichtsmaßregeln gelang es uns doch nicht, nach dem Abbrechen des spitzen Endes von *b*, unter der Einwirkung des Luftdruckes eine vollständige Füllung des ganzen Heberhohlraumes mit Flüssigkeit zu erzielen. Es blieben vielmehr an denselben Stellen wie beim vorigen Verfahren Luftblasen im Heber zurück. Ein Teil derselben wurde ohne Zweifel noch dadurch herausgeschafft, daß das eingedrungene Wasser auch diesmal größtenteils wieder verkocht werden mußte, ganz so wie es früher (vgl. Fig. 5) der Fall gewesen war. Als wir darnach aber das Wasser aus dem Glase *d* nochmals zurücksteigen ließen, erkannten wir, daß eine völlige Verdrängung der Luft trotz alledem immer

noch nicht erreicht war[1]). Infolgedessen versagten die auf diese Weise hergestellten Dreimeter-Heber fast immer, wenn sie nicht vorher auf die p. 603 angegebene Art behandelt waren; die kürzeren arbeiteten ohne diese Vorbereitung wenigstens nur unzuverlässig.

c) Drittes Herstellungsverfahren. Wegen des erwähnten Mißerfolges wurde fernerhin von der Anwendung einer Quecksilberluftpumpe Abstand genommen und wieder auf die Entlüftung durch



Figur 7.

strömenden Dampf zurückgegriffen. Es wurde aber dafür Sorge getragen, daß die Dampfentwicklung eine kräftigere und längerdauernde war und daß sie gleichzeitig in der Wirkung einer Wasserluftpumpe Unterstützung fand. Die zeitliche Verstärkung der Dampf-

1) Vermutlich ist, während der Apparat an der Quecksilberluftpumpe hing, die Hitze der Flammen nicht genügend nach allen Stellen der Innenwand gedrungen, um die adsorbierten Luftmengen ganz wegtreiben zu können.

einwirkung wurde dadurch erzielt, daß nicht bloß wie beim Verfahren a) das überschüssige Wasser des Hebers selbst in Gasform übergeführt, sondern ein Dreiliter-Kolben vorgeschaltet wurde, der mit luftarmem Wasser gefüllt worden war. Zur Erhitzung desselben wurde eine starke Gasgebläselampe benutzt und der entstandene Dampf durch den ganzen Heber von der einen Seite her getrieben, während gleichzeitig die Wasserluftpumpe von der anderen Seite her sog und insbesondere dafür sorgte, daß die langen Rohre andauernd von Kondensationswasser völlig frei blieben. Da sich herausstellte, daß sich bei der Benutzung von Kautschuk-schlauch- und -stöpsel-Verbindungen im Heber schwarze teerartig aussehende Produkte ansammelten, so mußte der ganze Apparat aus Glas zusammengesetzt werden.

Die Anordnung desselben, wie sie sich nach mehreren Versuchen schließlich herausstellte, ist in Fig. 7 dargestellt.

L ist der Kochkolben, darunter die Gebläselampe, deren Wirkung durch die untergesetzte Eisenschale etwas gedämpft wird[1]). Damit nicht zuviel flüssiges Wasser in den Heber mit hinübergerissen wird, ist bei A ein Steigrohr von nahezu 1 m Höhe angeschmolzen. Dieses steht durch das mit einem Quecksilberhahn H_1 versehene Rohr T mit dem oberen Hebergefäß o in offener Verbindung. Auch das Ableitungsrohr Z der unteren Heberkugel u trägt einen Quecksilberhahn H_2 (die Bedeutung dieser Hähne wird weiter unten besprochen werden). Das untere Ende von Z ist in den mittleren Tubus einer dreihalsigen Flasche eingeschliffen und endigt nahe am Boden derselben. Auch in die beiden seitlichen Tuben sind Rohre eingeschliffen; das eine, W, führt zur Wasserluftpumpe und endigt zur Abführung etwaigen Kondensationswassers ebenfalls nahe am Boden. Das dritte Rohr U, das außen zweimal winklig gebogen ist, taucht mit dem äußeren Ende tief in einen hohen Zylinder mit Quecksilber. Es dient gleichzeitig als Vakuummeter und als Sicherheitsrohr, falls die Saugung der Wasserluftpumpe vorübergehend nachläßt. Die Dichtigkeit aller Tuben, ebenso wie die der Hähne H_1 und H_2 war durch Quecksilber gesichert, das in den Raum innerhalb des kragenförmig erhöhten Tubusrandes gegossen worden war. An den vier mit v_1, v_2, v_3 und v_4 bezeichneten Stellen

1) Nachdem der Kolben, vermutlich infolge Siedeverzuges, einmal explodiert war, wurden, um dieses zu vermeiden, dem Wasser des Kolbens stets einige Stückchen Platinblech oder -draht beigefügt.



waren die Glasrohre von vornherein etwas ausgezogen (verengt), damit dort nach Beendigung des Auskochens das Abschmelzen leichter vollzogen werden konnte. Die Quecksilberhähne H_1 und H_2 waren einmal deshalb eingeschaltet, damit das Auskochen des Hebers zu beliebiger Zeit, namentlich während der täglichen Arbeitspausen, unterbrochen, d. h. der Heber während dieser Zeit ganz für sich abgeschlossen werden konnte, ohne daß Luft einzudringen vermochte; anderseits aber hatten sie ebenfalls den Zweck, die schließliche Trennung des Hebers von den Leitungsrohren und sein Zuschmelzen zu erleichtern. Ehe die Hähne eingefügt waren, scheiterte nämlich mehrmals die ganze Arbeit zuletzt noch an der Schwierigkeit, das Lostrennen und Abschmelzen der Heber von dem starren Rohrsystem, mit dem sie verbunden waren, zu bewerkstelligen. Auch die Einschaltung von biegsamen Kundtschen Spiralröhren zwischen den Heber und seine Zu- und Ableitungsröhren hatte sich als nicht praktisch erwiesen. So wurde denn das Abschmelzen des Hebers folgendermaßen vollzogen. Nach Beendigung des Entlüftungsprozesses und dem Abschluß der Hähne H_1 und H_2 wurden zunächst die Rohre T und Z an den Stellen v_1 und v_4 vom Heber und seinen Abschlußhähnen getrennt. Nunmehr gelang es leicht, den Heber von den kurzen ihm noch ansitzenden Hahnrohren sicher und ohne gefährlichen Spannungsrückstand abzuschmelzen, wobei diese Rohre zur Seite gewendet und abgezogen wurden.

Kehren wir von dieser, zur Erläuterung der ganzen Anordnung erforderlich gewesenen Angabe des Schlußprozesses nochmals zum Hauptprozesse zurück, so muß nochmals hervorgehoben werden, daß das Wasser des Kochkolbens L, vor dem Einleiten seines Dampfes in den Heber, seines Luftgehaltes allergrößtenteils beraubt worden war. Zu diesem Zwecke war der Kolben anfänglich ganz mit Wasser gefüllt, dieses aber dann teils bei offenem Abzugsrohr des Kolbens, teils unter Anschluß desselben an die Wasserluftpumpe bis auf $^2/_3$ seines Quantums verkocht worden. Zugleich waren auch in einem hohen Becherglase mehrere Liter Wasser über einer starken Flamme lange Zeit im Kochen erhalten worden. In dieses wurde nun der Kochkolben, während das Wasser in ihm noch in lebhafter Verdampfung begriffen war, umgekehrt eingetaucht, damit er sich wieder vollsaugte. Hiernach wurde der Kolben wieder an die Wasserluftpumpe angeschlossen, und blieb in Verbindung mit derselben, bis das Wasser, trotz seiner ziemlich hohen Temperatur, nur noch hin und wieder, stoßweise, in mächtigen Blasen aufwallte.

Jetzt erst wurde der Kolben mit dem zum Heber führenden Rohre T verbunden und das Einströmen des Dampfes in den Heber durch Erhitzen von L eingeleitet. Da sich im Gefäße u des Hebers sehr bald Kondensationswasser in reichlicher Menge, unterhalb der Mündung des Sicherheitsröhrchens, ansammelte, so wurde der Behälter u durch eine besondere Spirituslampe erhitzt, die während des gesamten Entlüftungsverfahrens nur zeitweise beiseite gesetzt wurde. Der Dampf wurde während der ersten halben Stunde des Auskochens noch nicht in die dreihalsige Flasche geführt, sondern strömte erst durch das Rohr Z hinter dem Hahn H_2 frei aus. Der Heber und namentlich das Gefäß u sollten nämlich möglichst von Luft befreit sein, ehe das Quecksilber nach u eingelassen wurde. Um dieses nunmehr hineinzubringen, brauchte man nur die Flammen zu beseitigen, die Hähne H_1 und H_2 rasch zu schließen, die untere freie Öffnung des Rohres Z in ein Becherglas mit dem Quecksilber einzutauchen und den Hahn H_2 zu öffnen. Übrigens befand sich in diesem Becherglase auch Wasser, das in Gemeinschaft mit dem Quecksilber, um dieses von Luft zu befreien, längere Zeit auf einer Temperatur von 100° erhalten worden war. Nachdem die hinreichende Menge Quecksilbers nach u eingedrungen war, wurde H_2 wieder abgeschlossen und nun erst das Rohr Z an das äußere Ende des mittleren Rohres H der Wullffschen Flasche angeschmolzen.

Von jetzt ab trat die Wasserluftpumpe in Tätigkeit. Zunächst aber blieben die Hähne H_1 und H_2 so lange noch geschlossen, bis die dreihalsige Flasche möglichst evakuiert war. War dies geschehen, die Lampen wieder in Betrieb gesetzt und H_1 und H_2 wieder geöffnet, so wurden nun die Flammen möglichst stark gemacht und der Dampfstrom stundenlang unterhalten. Der in die dreihalsige Flasche gelangende Dampf wurde stetig durch die Pumpe abgesogen; diese wirkte so vorzüglich, daß trotz lebhaften Kochens in L das Quecksilbermanometer durch den Dampf höchstens um 10 cm unter den Barometerstand herabgedrückt wurde. Nach Ablauf der ersten Minuten blieben die langen Heberrohre sowie die obere Kugel o während der ganzen übrigen Zeit des Auskochens von Wasser frei. Kondensationswasser, das aus dem Sicherheitsröhrchen von o tropfenweise austrat, verdampfte, sobald es in die abwärts gerichtete Mündung von o gelangte.

Hinsichtlich dieser Sicherheitsröhrchen sei noch angemerkt, daß dasjenige von o ziemlich kurz war und seine Öffnung nach oben

wandte, damit der daraus hervortretende Dampf den oberen Raum von *o* möglichst durchspülte und seine Luft mit wegführte; das Röhrchen von *u* dagegen hatte einen geraderen Verlauf und war länger gestreckt, damit unterhalb seiner Mündung die zum Betrieb des Hebers nötige Quecksilber- und Wassermenge in *u* zurückgehalten wurde.

Auf diese Weise gelang es, brauchbare Heber von 4 m Steighöhe herzustellen, die allerdings nur nach der auf p. 603 besprochenen Vorbereitung sicher funktionierten.

4. Versuchsergebnisse mit den Überhebern.

Die ersten Vakuum-Überheber bis zu 1,50 m Steighöhe sind in Gehlberg im August 1904 fertiggestellt worden. Um Pfingsten 1905 gelang es, die Steighöhe der Heber bis gegen 3 m auszudehnen. Aber erst Ende Juli 1905 fand ich das Verfahren auf, den Betrieb der Heber durch vorgängiges Aufhängen der Heber mit nach unten gerichteten gefüllten Rohren sicher zu stellen. Bis dahin hatte ich somit überaus reichliche Gelegenheit, den launenhaften Wechsel in der Stabilität der Heber kennen zu lernen und habe ungemein viel Zeit darauf verwendet, in diesem Wechsel eine Gesetzmäßigkeit aufzufinden. Solange ich nur im Besitze der nach dem ersten Verfahren hergestellten Heber war, glaubte ich einen hohen Einfluß der Temperatur in dem Sinne konstatieren zu können, daß der Flüssigkeitszusammenhang im Heber bereits bei ca. 20° sehr labil wäre (vgl. Ber. d. Dtsch. Bot. Ges. 1904, p. 529). Jedoch mußte ich diese Auffassung aufgeben, als ich fand, daß selbst weit längere Heber bei erheblich höherer Temperatur manchmal gut fnnktionierten. Mein Forschen nach dieser Gesetzmäßigkeit ist überhaupt vergeblich geblieben.

Ohne daß ich eine Ursache ausfindig machen konnte, kam es häufiger vor, daß ein Heber *A* an irgend einem Tage stundenlang mit großer Präzision arbeitete, dann aber plötzlich versagte und darauf tagelang nicht zu brauchen war. Anderseits trat aber auch der Fall ein, daß ein Heber *B*, der bisher als unbrauchbar befunden worden, plötzlich Überraschung durch seine Stabilität bereitete und diese auch längere Zeit beibehielt. Ferner erwiesen sich bei einer Versuchsreihe etwa die Heber *A* und *B* gleichmäßig willig oder widerspenstig, bei anderen ganz entgegengesetzt zueinander, indem sie diese Rollen hin und wieder tauschten. Daß die Hand des

Experimentators, der natürlich nicht immer gleichmäßig disponiert ist, an diesen Ungleichheiten nicht die Schuld trug, wurde durch Kontrollversuche erwiesen, bei denen sich die Heber (wie p. 602 berichtet) auf Zapfen drehten, die in die Wand eingelassen waren. Bei Versuchen dieser Art wurde zuerst eine spezielle Ursache des Versagens bei einem Dreimeter-Heber bemerkt, dessen Quecksilberfaden mit zahlreichen Wassersäulen durchsetzt war. Es stellte sich nämlich heraus, daß der Riß der Heberflüssigkeit schon bald nach Beginn der Aufrichtungsbewegung und zwar stets in demselben Wassersäulchen eintrat. Bei genauerer Untersuchung ergab sich, daß innerhalb dieses Wassersäulchens, wenn man bei annähernd horizontal gehaltenem Heber seine durch eine lange Dampfblase getrennten Teile sich wieder hatte vereinigen lassen, stets ein sehr feines kugeliges Gasbläschen zurückblieb, das zuweilen noch etwa eine halbe Minute lang sichtbar war, ehe es sich auflöste. Wahrscheinlich hatte sich zufällig gerade in diesem Säulchen ein Quantum Luft angesammelt, das schon bei geringer Spannung des Wassers frei wurde und so den Riß veranlaßte. — Zu anderen Malen konnte ich das wiederholte Abreißen eines anscheinend ununterbrochenen Quecksilberfadens an ein und derselben Stelle des Rohres darauf zurückführen, daß dort die Quecksilbersäule nicht metallisch rein, sondern milchig getrübt aussah. Die Unreinigkeit schien sich über einen kleinen Bezirk der Glaswand zu erstrecken. In der Tat brachte ein mehrmaliges kräftiges Durchspülen des Hebers mit Wasser und Quecksilber, die man rasch von einer Kugel zur andern hin- und herlaufen ließ, Abhilfe.

Auffällig war es, daß die Heber jedesmal besonders gut ansprachen, wenn sie nach einem Bahntransport in Betrieb gesetzt wurden. Ich vermute, daß das beständige Rütteln der Heber im Güterwagen und im Rollwagen des Spediteurs teils die eben erwähnte Spülung besorgt, teils dazu beigetragen hat, die Luftreste, die etwa der Innenwand des Hebers anhingen, in Lösung überzuführen. Wie gesagt, wurde ich von all diesen Launen der Heber erst unabhängiger, als ich dieselben im Ruhezustand mit gefüllten Rohren umgekehrt hängen ließ. Die Hauptergebnisse über das Maximum der Leistungsfähigkeit, zu denen ich nunmehr gelangte, sind im folgenden zusammengestellt:

1. Das Wasser vermag in Fadenform von 2 mm Dicke bei einer fortschreitenden Geschwindigkeit von ca. 2 cm pro Sekunde unter Umständen einen Zug von 4 Atmosphären zu ertragen; bei

kapillaren Dimensionen übersteigt seine Kohäsionsfestigkeit auch das Maß von 5 Atmosphären.

2. Die Kohäsionsfestigkeit des Wassers nimmt mit abnehmender Bewegungsgeschwindigkeit zu.

3. Die Erschütterungen, die das Wasser im gespannten Zustande aushält, sind unter Umständen erheblich größer, als man nach früheren Erfahrungen annehmen sollte. Man darf zB., wenn in mittelgroßen Hebern von etwa 2 m Länge die Flüssigkeit zur Ruhe gekommen ist und sich nachträglich in der auf p. 600 dargestellten Weise im Bug eine Wassersäule gebildet hat, nicht selten aber auch schon dann, wenn der Heber noch langsam fließt, sein Rohr in der Gegend der Wassersäule so heftig mit dem Finger beklopfen, daß das Rohr stark und schnell hin- und herschwingt, man darf auch Rohr und Tragbrett unter Umständen mit einem Holz- oder Eisenstab schlagen und sogar das Brett in der Hand so energisch schütteln, daß das Quecksilber in den Gefäßen klirrend umherspritzt, ohne daß im Wasser ein Riß eintritt. Selbst in einem Dreimeter-Heber durfte ich einmal bei etwa 20° C. das Rohr des absteigenden Schenkels nicht weit vom Bug, als sich dort eine Wassersäule in Abwärtsbewegung befand, so stark erschüttern, daß sich diese Säule zerteilte und, der allgemeinen Bewegung entgegen, aufwärtswirbelte. Nachdem es sich dort wieder gesammelt hatte, nahm es von neuem an der allgemeinen Abwärtsströmung teil. Durch schwaches Neigen des Apparates brachte ich diese Wassersäule erst nach links, dann nach rechts über den Bug hinüber und klopfte sie jedesmal wieder ab, so daß sie von neuem strudelnd in den Bug zurückkehrte. Darauf wurde der ganze Heber mit Kraftanstrengung sowohl nach der Seite als nach oben und unten hin geschüttelt, ohne daß die Flüssigkeit zerriß, obwohl sie in strömender Bewegung begriffen war. Erst als das Rütteln mit zu großer Intensität wiederholt wurde und das Brett dabei unsanft auf den Boden stieß, trat der Riß ein. Allerdings war diese hohe Stabilität eine seltene Ausnahme.

4. Daß die Stabilität im Heber nicht in dem Maße durch die Temperatur beeinflußt wird, wie das nach dem Ber. d. Deutsch. bot. Ges. 1904, p. 529 den Anschein hat, ist schon früher bemerkt worden. Dieselben Heber, von denen dort die Rede ist, habe ich in diesem Sommer häufig um die Mittagszeit stundenlang der heißesten Sonnenstrahlung ausgesetzt, nachdem die Flüssigkeit in ihnen zur Ruhe gekommen war und sich in dem Bug eine Wasser-

säule festgesetzt hatte. Trotz der Temperatur von mindestens 30—35°, die ihre Flüssigkeit dabei annahm, riß dieselbe sehr oft nicht. Ja sie hielt auch, wenn die Wassersäule, durch Neigen des Hebers, über den Bug nach links und rechts getrieben wurde. Die Heber vertrugen sogar ziemlich unsanfte, unfreiwillige Anstöße am Fensterrahmen oder am Fensterbrett, die zufällig eintraten, wenn die Heber von ihren Plätzen draußen neben dem Fenster zu Versuchen herabgenommen oder nachher an dieselben zurückgebracht werden sollten.

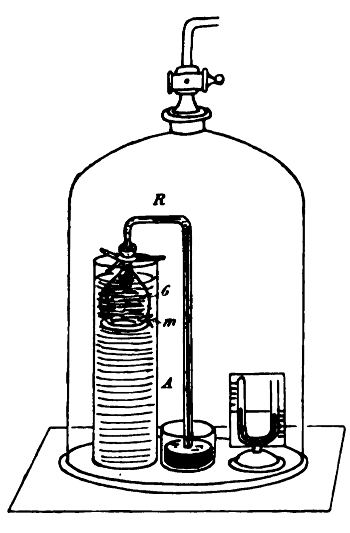
Um hinsichtlich der Temperatureinflüsse sicherer zu gehen, habe ich den Ort der Versuche unmittelbar nach einer Reihe solcher Proben bei hoher Temperatur in den Bierkeller einer hiesigen größeren Brauerei verlegt, wo dauernd eine Temperatur von höchstens 0,2° herrschte. Selbst nach mehrstündigem bis zweitägigem Verweilen dieser Heber in dem kalten Raume konnte ich an ihnen keine durchschlagenden Unterschiede der Stabilität gegenüber ihrem Verhalten in der Sonnenglut feststellen. Bei den Dreimeter-Hebern war dasselbe der Fall, wenn man ihre Kohäsion bei der Eiskellertemperatur mit der bei gewöhnlicher Zimmertemperatur verglich. In der Sonnenglut schien die Stabilität der letzteren allerdings merklich herabgesetzt; jedoch habe ich nur wenige Beobachtungen darüber anstellen können.

III. Vergleich der Verhältnisse beim Heber mit denen der pflanzlichen Leitungsbahnen.

Wir haben wiederholt hervorgehoben, daß eine unmittelbare Übertragung unserer Heberergebnisse auf die Pflanzen schon aus dem Grunde nicht zulässig ist, weil sich nicht absehen läßt, wie in der Pflanze für das beim Heber erforderliche Entlüftungsverfahren Ersatz geschafft sein sollte. Da nach allgemeiner Annahme wenigstens ein großer Teil der Gefäße Luft nicht allein in gelöstem Zustande, sondern auch, zB. innerhalb der Jaminschen Ketten, in Gasform enthält, so scheint die Kohäsionstheorie an dieser Klippe scheitern zu müssen. Wir kommen auf diesen Punkt zurück, nachdem wir erst einen zweiten Einwand gegen die Verwertung der Heberresultate für den Pflanzenorganismus erledigt haben, nämlich den, daß die Saftbahnen nicht fortlaufend offene Röhren darstellen, sondern durch Quer- und event. auch Längs-

wände vielfach gefächert sind. Im Hinblick hierauf scheint es mir nicht überflüssig, nachzuweisen, daß die Kohäsionswirkung auch durch Membranen hindurch erhalten bleibt. Man kann dies zB. in der Weise zeigen, daß man Wasser durch eine tierische oder pflanzliche Membran, wie Tierblase, Darmhaut oder Pergamentpapier hindurch, abhebert. Ein dazu geeigneter Apparat ist in Fig. 8 abgebildet.

Das glockenförmige Glasgefäß *G*, dessen weite untere Öffnung mit einer der genannten Membranen (*m*) dicht überbunden ist, und dessen obere, enge Mündung das eingeschliffene, zweimal rechtwinklig gebogene Rohr *R* aufnehmen kann, ist in das mit Wasser gefüllte Gefäß *A* eingehängt. Das Rohr *R* ist, ebenfalls von Wasser erfüllt, dem Tubus so eingefügt worden, daß keine Luftblase in diesem oder in dem Rohre zurückbleibt. Sobald nach dem Einsetzen dieses Heberrohres die untere Öffnung desselben frei gegeben wird, fließt zunächst schnell ein größeres Wasserquantum ab, und zwar darum, weil sich unter dem Zuge der Flüssigkeit im Rohre die Membran aufwärts wölbt, bis ihre Spannung diesem Zuge das Gleichgewicht hält. Dieses rasche Abfließen läßt aber sogleich nach, und man kann nun wahrnehmen, wie sich in regelmäßigen Zwischenräumen Tropfen von der Rohrmündung ablösen, und kann außerdem später feststellen, daß das Wasserniveau in *A* entsprechend gefallen ist. Diese Flüssigkeit ist also von dem Heber durch die Membran hindurchgesogen worden.



Figur 8.

Der Anhänger der bisherigen Hebertheorie könnte allerdings auch hierin eine Luftdruckwirkung erblicken. Daher empfiehlt es sich, den Versuch im luftverdünnten Raume zu erneuern. Jedoch habe ich vorgezogen, ihn so abzuändern, daß dabei zugleich der Zusammenhang zwischen dem Heberprozeß und der osmotischen Saugung hervortritt. Mit anderen Worten, es soll nebenbei veranschaulicht werden, wie der negative Druck gespannten Wassers in den Leitungsbahnen und die osmotische Kraft benachbarter

lebender Zellen wechselseitig aufeinander einwirken müssen, wenn diese Zellen von den Saftwegen nicht durch undurchlässige Membranen getrennt sind.

Zu diesem Zwecke wird in die Membran *m* nach Pfeffers Anweisung (Osmot. Unters. p. 12) ein Ferrocyankupferhäutchen eingelagert und das Gefäß *A* statt mit Wasser mit Zuckerlösung gefüllt. Im übrigen ist der Apparat ebenso zusammengesetzt wie beim vorigen Versuch; nur taucht *R* unten in einen Napf mit Quecksilber. Wenn die Zuckerlösung der osmotischen Zelle Wasser entzieht, rückt aus dem Rohre Wasser nach und nimmt wie bei Askenasys bekanntem Transpirationsversuch das Quecksilber mit in die Höhe. Je nach dem Konzentrationsgrad der Zuckerlösung wird das Quecksilber rascher oder langsamer und mehr oder weniger hoch nachgezogen. Hat man den ganzen Apparat nebst den verwendeten Flüssigkeiten vorher genügend von Luft befreit, so geschieht dies auch im Vakuum einer Wasserluftpumpe. Das Quecksilber kann zB. in wenigen Stunden auf 16 cm Höhe steigen, wenngleich der Druck im Rezipienten nur 1,3 cm Quecksilber mißt.

Die osmotische Saugung erreicht aber verhältnismäßig rasch ein Ende. Verschiedene Umstände sind hieran schuld. Erstlich ist die Ferrocyankupfermembran nicht ganz undurchlässig für Zucker. Nach etwa 40stündiger Versuchsdauer betrug zB. bei einem der Versuche der Zuckergehalt des Glockenzell-Wassers $2\frac{1}{2}\%$, als die Zuckerlösung des Gefäßes *A* etwa 40proz. war. Würde sich die eingedrungene Zuckermenge in dem Wasser der Glockenzelle gleichmäßig verteilen, so würde die Osmose nicht so früh zum Stillstand kommen. Man bedenke aber, daß die Zuckerteilchen, die die Membran passiert haben, zum allergrößten Teile unmittelbar über der Membran liegen bleiben, weil dort eine Zuckerlösung entsteht, die spezifisch schwerer ist als das Wasser der Glockenzelle. Und dieser immer konzentrierter werdenden Zuckerlösung liegt auf der anderen, äußeren oder unteren Seite der Membran eine Lösung gegenüber, die durch den steten Übertritt von Wasser nach *A* hin stetig verdünnter geworden ist. Auch diese verdünnte Zuckerlösung wird nämlich durch ihr spezifisches Gewicht am Platze festgehalten; sie schwimmt auf der ursprünglichen konzentrierten Lösung und kann auch nicht seitlich aufwärts steigen, da die Membran *m* aufwärts gewölbt ist.

Sobald nun aber die Kraft der osmotischen Saugung nach *A* hinüber bis auf einen gewissen Grad gefallen ist, macht sich die

Heberwirkung, d. h. der Zug des emporgehobenen Quecksilbers mehr und mehr geltend und erlangt schließlich die Oberhand. Dieses fängt wieder an zu fallen und zieht dabei Flüssigkeit aus *A* durch die Membran hinter sich her. Die Wasserströmung kehrt also ihre Richtung um; es wird nun auch im Vakuum der Wasserluftpumpe Wasser durch die Membran hindurch abgehebert.

Daß die vorstehende Erklärung zutreffend ist, kann man zeigen, wenn man die Flüssigkeiten der Apparate aufrührt, so daß sich die beiden der Membran innen und außen angelagerten Grenzschichten in der übrigen Flüssigkeit mehr verteilen, die obere somit durch reineres Wasser, die untere durch konzentriertere Lösung ersetzt wird. Dies geschieht, nachdem man den Apparat wieder an die freie Luft gebracht hat, am einfachsten, indem man die Glockenzelle innerhalb der Lösung des Gefäßes *A* mehrmals auf- und abbewegt. Nunmehr erlangt die Osmose von neuem die Oberhand; das Quecksilber wird wieder aufwärts gezogen, bis der Stillstand zum zweiten Male eintritt und darauf die Heberwirkung überwiegt. Dieser Wechsel beider Kraftäußerungen, angezeigt durch Steigen und Fallen der Quecksilbersäule, kann in der angegebenen Weise mehrmals hintereinander herbeigeführt werden.

Da die Tüpfelmembranen der pflanzlichen Leitungsbahnen außerordentlich viel zarter und wasserdurchlässiger sind als Tierblase und Pergamentpapier, so kann nach dem Obigen kein Zweifel darüber bestehn, daß der unmittelbaren Übertragung unserer Heberergebnisse auf die Saftwege, wenn der Luftgehalt derselben es gestattete, durch ihre Quer- und Längsfächerung keine Schwierigkeit bereitet wäre. Unser letzter Versuch führt uns aber zugleich die große Wichtigkeit eines anderen Unterschiedes vor Augen, der zwischen den Verhältnissen im Heber und im Pflanzenorganismus besteht. Er weist nämlich auf die Bedeutung der Tatsache hin, daß, während der strömende Flüssigkeitsfaden im Heber durch die Glaswand von seiner Umgebung völlig abgeschlossen ist, die Wasserfäden der Saftbahnen den positiven oder negativen Druckeinflüssen unterliegen müssen, die von benachbarten toten oder lebenden Elementen der Pflanze ausgehn, wenn diese durch zarte Membranen mit ihnen in Verbindung stehn. In den Ber. d. Dtsch. Bot. Ges. 1904, p. 531 habe ich angedeutet, wie sich u. a. ein solcher Einfluß auf das Wasser einer Saftbahn von seiten eines Nachbargefäßes vielleicht äußern könne. Wenn z. B. bei Lianen (vgl. Strasburger, Leitungs-

bahnen, p. 470) ein weites Gefäß von mehreren engen umgeben ist, so könnte man sich vorstellen, daß das Wasser in dem weiten Gefäße bereits in eine Jaminsche Kette zerfallen sei, während in den anstoßenden engeren noch kontinuierliche Wasserfäden bestehen, und daß nun der negative Druck innerhalb der letzteren durch Eindringen von Wasser aus dem weiteren gemildert werde. Jedoch tritt der Fall, daß Gefäße unmittelbar aneinander grenzen, nach Strasburger (l. c. p. 204) verhältnismäßig selten ein. Dagegen ist die Anlagerung lebender parenchymatischer Elemente an die Saftbahnen eine ganz verbreitete Erscheinung. Bekanntlich hat man die vitale Tätigkeit dieser Zellen neuerdings wiederholt herangezogen, um das „Defizit“ der rein physikalischen Kräfte zu decken. Manche möchten ihnen eine Pumpwirkung zuschreiben, z. B. derart, daß sie Wasser aus den Leitungsbahnen schöpften und es auf einem höheren Niveau wieder abgäben, und denken sich in hohen Bäumen solche Pumpstationen in großer Anzahl übereinander angeordnet. Zugunsten einer „staircase pumping action“, wenn auch in anderem Sinne, hat sich u. a. jüngst auch Ewart in einer Arbeit geäußert, von der ich nur den Auszug in den Proc. of the Roy. Soc. 1905 Bd. 74 p. 554—556 kenne. Er deutet darin (p. 556) einigermaßen an, in welcher Weise er sich das Zustandekommen der Pumptätigkeit denkt: „It is suggested that the wood-parenchyma cells by the excretion and re-absorption of dissolved materials may bring into play surface-tension forces within the vessels of sufficient aggregate intensity to maintain a steady upward flow, and to keep the water of the Jamin's chains in the vessels in a mobile condition ready to flow to wherever suction is exercised upon it. (Surface-tension action would be possible in the absence of air-bubbles wherever the wood-parenchyma cells contained oil or any other substance non-miscible with water, as they often do.)“

Ich bin weit entfernt davon, die Beteiligung der lebenden Zellen des Stammholzes beim Hub des Nahrungssaftes in einer noch unbekannten Weise in Abrede zu stellen, muß abcr gestehn, daß ich mir aus Ewarts Worten kein klares Bild der Gesamtanlage des gemutmaßten Hubmechanismus zu machen imstande bin[1]). Die Erforschung einer solchen Einrichtung dürfte auch so

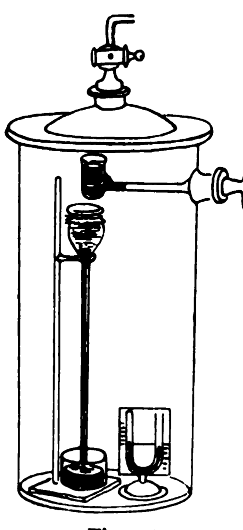
---

1) Die Proceed. of the Roy. Soc. vom Juni 1905 bringen p. 460—463 eine Notiz von Larmor, in der die Möglichkeit von Ewarts Auffassung bestritten wird. Es heißt dort: „capillary alterations inside the vessels, arising from vitally controlled



schwierig sein, daß es angezeigt scheint, erst noch einmal der Frage nachzugehn, ob denn wirklich ein Luftgehalt der Leitungsbahnen für die Pflanze ein solche Kohäsionswirkung, wie wir sie in den Hebern kennen gelernt haben, völlig ausschließt. Mit Rücksicht auf diese Frage kann ich nicht umhin, hier über einen ferneren Versuch zu berichten, bei dem die Kohäsion der Flüssigkeit ebenfalls, und zwar wider Erwarten, durch eindringende Luft eine Unterbrechung erfuhr.

Ich hatte einen Apparat konstruiert, durch den ich die in der „Flora" 1905 p. 464ff. mitgeteilten Versuche zur Kohäsionsmechanik von Pflanzenzellen zu ergänzen gedachte. Insbesondere sollte der Versuch 6 (a. a. O. p. 473) dadurch erweitert werden, daß er im Vakuum einer Wasserluftpumpe angestellt wurde; d. h. es sollte die Unabhängigkeit der elastischen Schwellung vom Luftdruck als treibender Kraft, die ich in mehreren Fällen an lebenden und toten Zellen nachgewiesen hatte, durch einen reinphysikalischen Versuch illustriert werden.



Figur 9.

Der betreffende Apparat ist in Fig. 9 dargestellt. In einem Rezipienten mit aufgeschliffenem, tubuliertem Deckel, dessen Tubusrohr zur Wasserluftpumpe führte, war ein mit tierischer Membran überspanntes Glockentrichterrohr in senkrechter Stellung befestigt, das teils mit Wasser, teils mit Quecksilber gefüllt worden war und mit der offenen Rohrmündung unten in Quecksilber tauchte. Es war vorher gut ausgekocht worden. Daher blieb das Quecksilber im engen Rohre, am Wasser des Glockentrichters haftend, in seiner ursprünglichen Höhe von etwa 15 cm auch dann noch stehen, wenn der Druck im Rezipienten auf das geringste Maß von etwa 1,5 cm Quecksilber gefallen war. Ehe die Luftpumpe angesetzt wurde, war jedoch über der Membran ein kleines Reagensglas angebracht worden, das ebenfalls vorher entlüftet und mit ausgekochtem Wasser gefüllt war. Es steckte in einer Messinghülse,

---

emission and absorption of material from the walls, cannot be invoked to assist: rather it must be osmotic alterations from one vessel to the next, of, so to speak, a peristaltic character, that might thus come into play."

die über einen Glasstab geschoben war. Dieser gläserne Träger ging wagerecht durch einen seitlichen Tubus des Rezipienten nach außen. Er war luftdicht darin eingeschliffen und konnte mittels eines äußeren Griffes gedreht werden.

Diese Einrichtung ist wohl leicht verständlich. Wenn der Rezipient ausgepumpt war, sollte der Glasstab in seinem Tubus von außen so gedreht werden, daß sich das Wasser aus dem Gläschen in die Mulde der Membran ergoß, die den oberen Abschluß des Glockentrichterrohres bildete. Dann sollte sich zeigen, wie das Quecksilber, das bis dahin seinen Stand von 15 cm Höhe behauptet hatte, langsam zu sinken begann und das Wasser oberhalb der Membran durch diese nach sich zog. Damit wäre also bewiesen gewesen, daß dieses Eindringen des Wassers nicht durch den atmosphärischen Luftdruck hervorgebracht wird.

Der Versuch schlug jedoch mehrmals fehl. Es drang zwar ein wenig Wasser ein, jedoch erfolgte sehr bald darauf das Abreißen des Wassers in der Trichterglocke von der Membran: Das Quecksilber war plötzlich ganz aus dem Rohre herausgeflossen, und über dem zurückgebliebenen Wasser war unterhalb der Membran ein großer Gasraum bemerkbar. Daß diese Unterbrechung durch Luft verursacht war, konnte leicht festgestellt werden, nachdem der atmosphärische Luftdruck wieder zugelassen worden war. In der freien Luft stiegen nämlich Quecksilber und Wasser bis zu ihrer ursprünglichen Höhe wieder auf und füllten scheinbar das ganze Trichterrohr von neuem aus. Als aber die offene Rohrmündung im Quecksilber mit einem Finger verschlossen und das Rohr darauf herausgenommen und umgekehrt wurde, perlten einige winzige Luftbläschen durch das Rohr aufwärts und vereinigten sich unterhalb des Fingers zu einer nicht unbeträchtlichsn Blase.

Ich nehme an, daß diese Luft in das Wasser des Glockenrohres durch die Membran zugleich mit dem aufgegossenen Wasser von außen eingedrungen ist. Sie ist vermutlich vorher, ehe das Wasser aufgegossen wurde, an der äußeren Oberfläche der Membran adsorbiert oder in ihren äußeren Schichten absorbiert gewesen. Die Membran war zwar beim Auskochen von Luft befreit worden. Da ihre Außenseite aber während des Auspumpens rasch abtrocknet, so ist sie während des Evakuierens mit der noch vorhandenen Luft des Rezipienten fortdauernd in Berührung und nimmt diese begierig auf, soweit sie nicht von innen her mit Feuchtigkeit gesättigt bleibt. Da während meiner Versuchsanstellung die Wasserluftpumpe zu-

fälligerweise auffallend langsam sog, und infolgedessen das Evakuieren $^1/_2$ bis $^3/_4$ Stunde in Anspruch nahm, so hatte die Membran überreichlich Zeit, um Luft aufzunehmen[1]). So lange die Außenschicht der Membran trocken bleibt, kann die in die äußeren Poren oder gröberen Risse und Lücken eingedrungene Luft durch die mit Wasser verschlossenen inneren Poren nicht hindurchtreten. Sobald aber das aufgegossene Wasser Luft aus einem Teil der äußeren Poren verdrängt hat und mit dem Innenwasser in unmittelbare Verbindung getreten ist, treibt es, durch das Quecksilbergewicht kräftig hineingezogen, die Luft teilweise vor sich her. Ist diese aber auch nur in geringer Menge hinübergetreten, so veranlassen diese „Luftkerne" in ihrer Umgebung eine plötzliche Dampfbildung und damit den geschilderten Riß.

Es liegt nun sehr nahe, einen Vergleich zwischen den Bedingungen des eben besprochenen Versuchs und denjenigen zu ziehen, die in dem oben angenommenen Falle vorliegen, wo an eine Saftbahn mit einem kontinuierlichen gespannten Wasserfaden eine andere weitere mit einer Jaminschen Kette grenzt. Man könnte meinen, daß ebenfalls Luft aus den Gasblasen dieser Kette in das Nachbargefäß eindringen und dort den Riß hervorbringen müsse. Bei genauerer Erwägung stellen sich die Verhältnisse in beiden Fällen aber doch erheblich anders heraus. Die trennende Zellwand ist ja offenbar von Wasser völlig durchtränkt, und dieses bildet unzweifelhaft auch noch an der der Jaminschen Kette zugekehrten Wandfläche ein zartes Flüssigkeitshäutchen, durch welches die Luft von ihr geschieden ist. Dies hat zur Folge, daß diese Luft vermutlich nur in gelöstem Zustande hinüberdringen kann, während die Luft bei unserem Versuche wahrscheinlich z. T. in Gasform eindrang. Daß aber Wasser, auch wenn es Luft gelöst enthält, noch eine sehr erhebliche Kohäsionsfestigkeit besitzen kann, lehren nicht allein unsere Hebererergebnisse, sondern auch die Kohäsionsversuche der früheren Forscher und endlich meine Erfahrungen an pflanzlichen Kohäsionsmechanismen. Die älteren Beobachtungen über das Kohäsionsmaß von Flüssigkeiten sind ja

1) Um das gewünschte Resultat sicher zu erreichen, hätte ich besser getan, den Druck im Rezipienten schnell dadurch auf den Betrag von einigen cm Quecksilber zu reduzieren, daß ich ihn mit einem weit größeren vorher ausgepumpten Raum durch Öffnen eines Hahnes in Verbindung setzte. Das Wasser könnte dann aufgegossen werden, ehe die Oberfläche der Membran trocken wurde. Es hat mir aber bisher an Zeit hierzu gefehlt.



durchweg so angestellt worden, daß man in einem geschlossenen Glasrohr, das außer der Flüssigkeit noch eine kleine Quantität Luft enthielt, diese Luft bei gesteigerter Temperatur durch die Flüssigkeit absorbieren ließ, sodaß diese den Hohlraum des Rohres ganz ausfüllte, und daß man dann feststellte, welche Abkühlung der Apparat vertrug, ehe die Gasblase wieder auftrat. Solange die Flüssigkeit trotz erheblicher Temperaturverminderung den ganzen Hohlraum des Rohres einnahm, war sie über das der Endtemperatur zukommende Volum hinaus gedehnt, befand sich demnach in einem Zustande negativer Spannung. Aus dem Maße der Überdehnung wurde dieser Zug von Berthelot auf 50 Atm. berechnet, bei vermutlich geringem Luftgehalt. Dixon und Joly fanden bei höherem Luftgehalt immerhin noch eine Kohäsionsfestigkeit von 7 Atm. Eingehende Untersuchungen an Farn- und *Selaginella*-Sporangien wiesen mich darauf hin, daß das Wasser, durch dessen Kohäsion ihr Schleudermechanismus gespannt wird, sogar mit Luft gesättigt ist.

Es dürfte sich vielleicht empfehlen, zwischen den Verhältnissen, wie sie bei diesen Sporangien vorliegen, und denen der Saftbahnen einen Vergleich anzustellen. Bei den Farnsporangien hat die Kohäsionshypothese ihrer Schleuderbewegung, wie es scheint, ziemlich allgemeinen Beifall gefunden, und auch für andere Fälle hat sich der Begriff des Kohäsionsmechanismus trotz mehrseitiger Angriffe auf meine Darstellungen davon mehr und mehr Geltung verschafft. Ich bin überzeugt, daß man, nachdem einmal die Unabhängigkeit der Schleuderbewegungen von Farn- und *Selaginella*-Kapseln sowie von Lebersmoossporangien und -elateren vom Luftdruck dargetan ist, in die größte Verlegenheit kommen würde, wenn man für ihren Mechanismus eine andere Erklärung ausfindig machen sollte, als die aus der Kohäsion abgeleitete[1]). Und dennoch steht dem vollen Verständnis der erwähnten Vorgänge ebenfalls eine bisher noch nicht überwundene physikalische Schwierigkeit gegenüber, die mit dem Luftgehalt jener Organe zusammenhängt.

---

1) Auch Schwendener hat sich dahin geäußert (Sitzungsber. d. Berl. Ak. 1902, Bd. 47, p. 1056), der Kohäsionsmechanismus sei „bekanntlich für den Annulus der Farnsporangien nachgewiesen". Nach Ursprung (Ber. d. Deutsch. bot. Ges. 1904, p. 74) „ist es schon längst festgestellt, daß dieses Öffnen durch den Kohäsionsmechanismus geschieht." Und Colling sagt in einer jüngst erschienenen Dissertation über „Das Bewegungsgewebe der Angiospermen-Staubbeutel" (Berlin, Dez. 1905, p. 11): „In der Tat kommt für Mechanismen wie etwa den Öffnungsapparat des Farnsporangiums wohl kaum mehr eine andere Deutung in Betracht."

Die Farn- und *Selaginella*-Sporangien zählen nämlich zu den Organen, bei denen sich die Hohlräume der abgestorbenen und ausgetrockneten Zellen auffällig schnell mit Wasser füllen, das von außen zugeführt ist. Es ist daher mehrfach die Meinung ausgesprochen worden, daß diese Hohlräume luftleer sein müßten oder doch Luft nur in ganz verdünntem Zustande enthalten könnten. Ich habe aber aus eingehenden Untersuchungen darüber schließen zu müssen geglaubt, daß diese Ansicht unrichtig ist, daß das in jenen Zellen enthaltene Gas vielmehr wenigstens annähernd atmosphärische Dichtigkeit haben und, da es sehr schnell aus der Luft eindringe, nicht wohl etwas anderes als Luft selbst oder doch ein von ihr nicht sehr verschiedenes Gasgemenge sein müsse (vgl. Flora 1903, Bd. 92, p. 102 ff.). Da aber Wasser unter gewöhnlichen Umständen nur etwa $^1/_{40}$ seines Volumens an Luft zu lösen vermag, so ist es vorläufig ganz unbegreiflich, wie zB. bei trockenen Annuluszellen der Farne der ganze Gasinhalt binnen wenigen Minuten in dem eingedrungenen Wasser verschwinden kann. Es ist doch schwer anzunehmen, daß das Wasser hier sein eigenes Volum Luft zu lösen vermöchte. Wohin anders soll die Luft aber so schnell geschafft werden? Warum verhalten sich die Schleuderzellen der Farne, Lebermoose und Selaginellen in dieser Beziehung so ganz anders wie gewöhnliche Zellen? Wenn man das schnelle Verschwinden der Gasblasen beobachtet, ist man immer wieder geneigt, die physikalische Notwendigkeit, daß die Blasen nur sehr verdünnte Luft oder ein anderes leicht lösliches Gas enthalten müßten, zu behaupten. Ich habe daher meine Untersuchungen hierüber mit großer Sorgfalt angestellt und häufig wiederholt, ohne zu einem anderen Resultate als dem oben gemeldeten zu kommen. Auch hier bleibt also zwischen den Tatsachen und unseren bisherigen physikalischen Kenntnissen ein auffallender Widerspruch bestehen. Zur Beseitigung desselben ist aber in diesem Falle, da es sich um tote Organe handelt, der Ausweg der Heranziehung vitaler Kräfte nicht möglich.

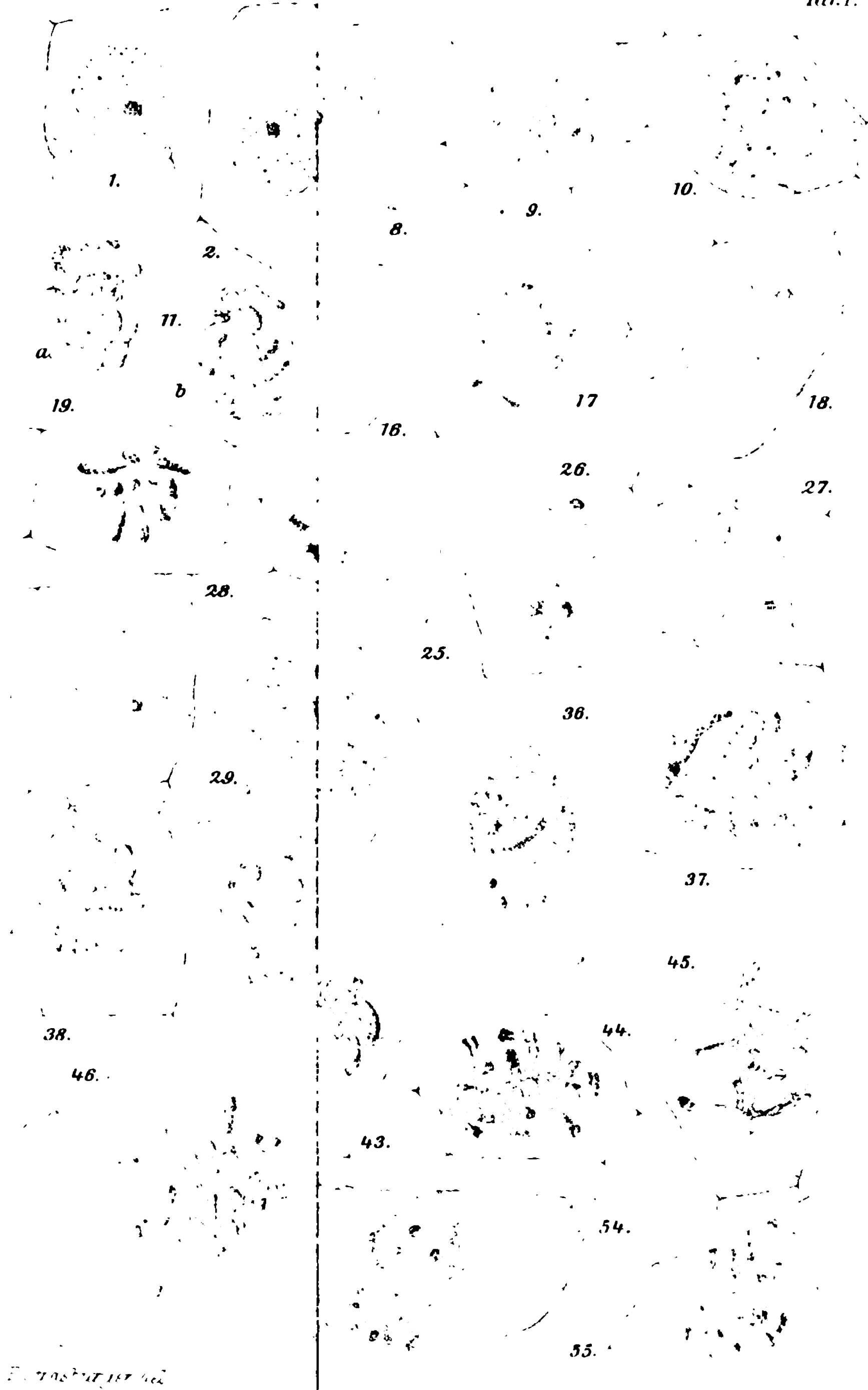
Wenn somit ein so einfach erscheinendes Problem, bei dem es sich nur um rein-physikalische Kräfte handeln kann, unserer Erkenntnis noch spottet, so ist nach meiner Meinung bei der Beurteilung des weitaus verwickelteren Saftsteigeproblems große Zurückhaltung geboten. Ich möchte dieserhalb auch an den launenhaften Wechsel der Kohäsionsverhältnisse in den Vakuumhebern erinnern, von denen p. 612 die Rede gewesen ist, und deren ursächlicher Zusammenhang uns noch ganz verborgen ist. Welche

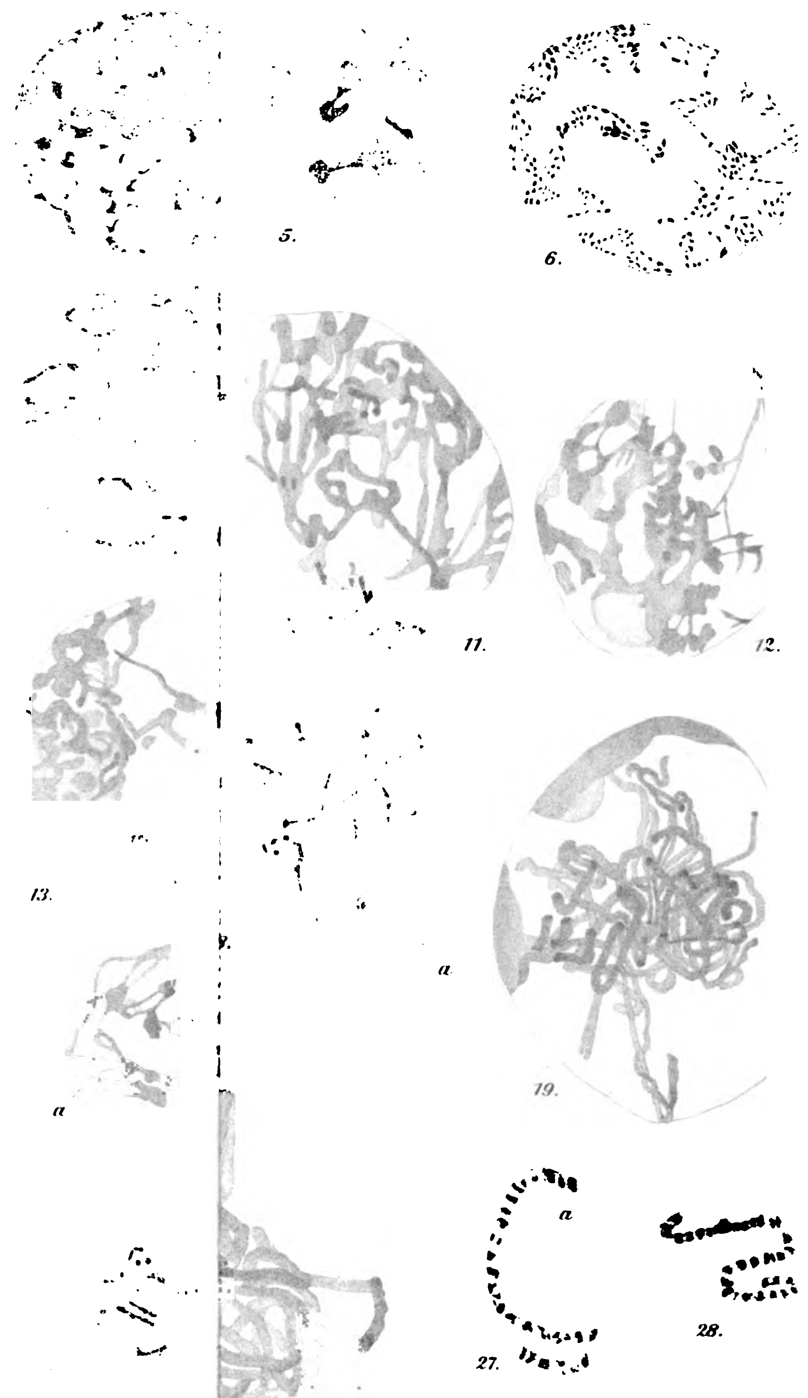
besonderen Umstände bedingten es z. B., daß in dem auf p. 614 unter Nr. 3 berichteten Falle die Stabilität der Flüssigkeit so groß war, wie sie in weit über 100 anderen Fällen sich nicht gezeigt hat? Wir wissen es nicht und sind daher auch nicht orientiert darüber, ob nicht solche verborgene, der Stabilität günstige Bedingungen im Pflanzenkörper in noch höherem Maße vorhanden sind. Auch bei den Sporangien der höheren Kryptogamen stehen wir ja der Tatsache der ungleich großen Stabilität ihrer Kohäsionsmechanismen — in den Zellen von *Equisetum*-Kapseln tritt der vorzeitige Riß weit leichter und häufiger ein, als in solchen der Farne und Selaginellen — noch ohne Verständnis gegenüber, ebenso wie wir auch nicht wissen, aus welchen inneren Ursachen die Zellen der letzteren zurückschnellen, die der ersteren nicht. Daher scheint mir in allen diesen Fragen, auch in der des Saftsteigens, ein beharrliches Weiterforschen in physikalischer Richtung geboten. Auf diesem Wege dürften sich von selbst Aufschlüsse oder Winke darüber ergeben, in welchem Maße und auf welche Weise ein Eingreifen vitaler Kräfte in den Mechanismus des Saftsteigens stattfindet.

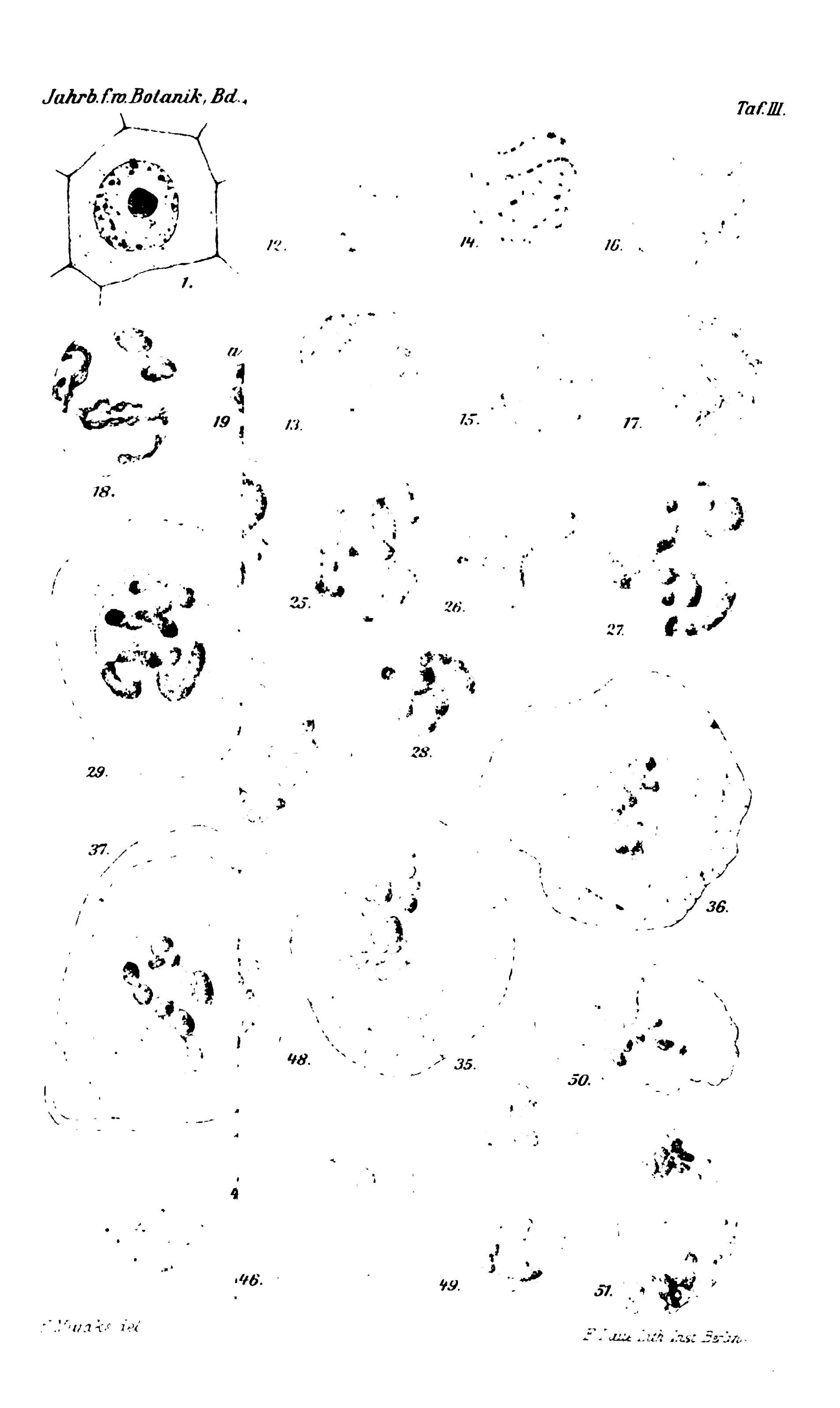
Druck von E. Buchbinder in Neu-Ruppin.

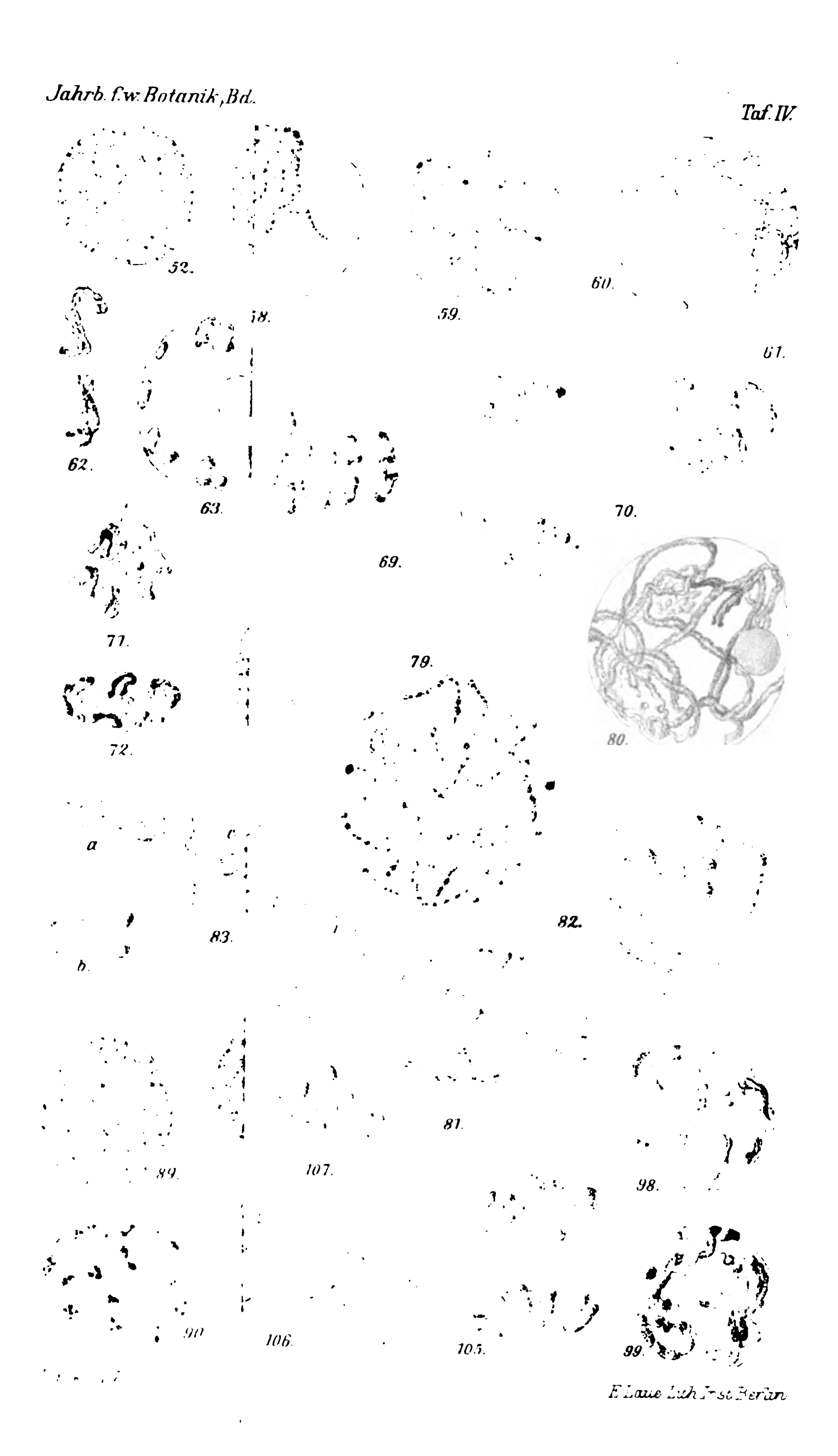
Inhalt

des vorliegenden 4. Heftes, Band XLII.

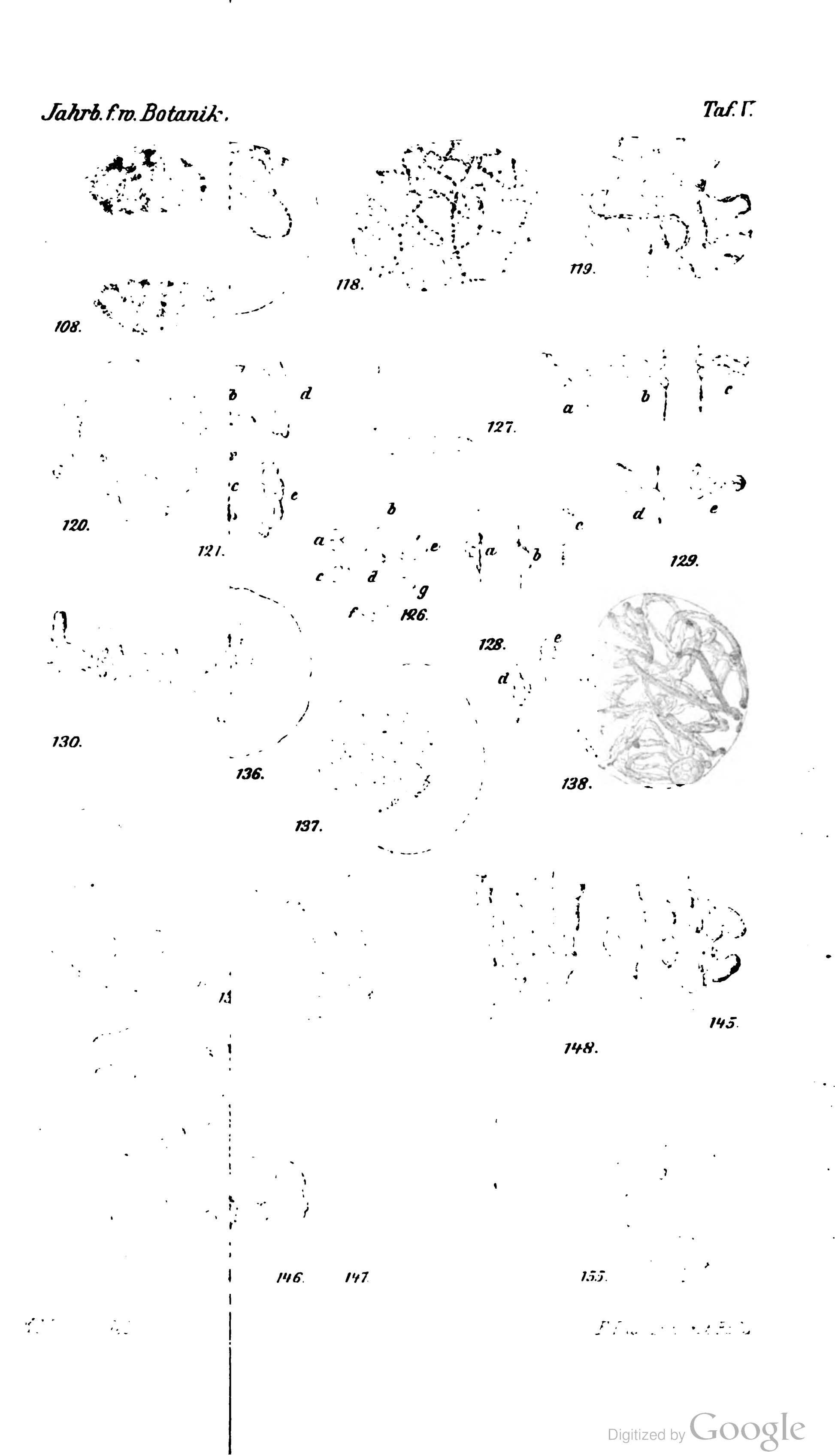

1.
2.
8.
9.
10.
11.
a
b
19.
16.
17
18.
26.
27.
28.
25.
36.
29.
37.
45.
38.
46.
44.
43.
54.
55.

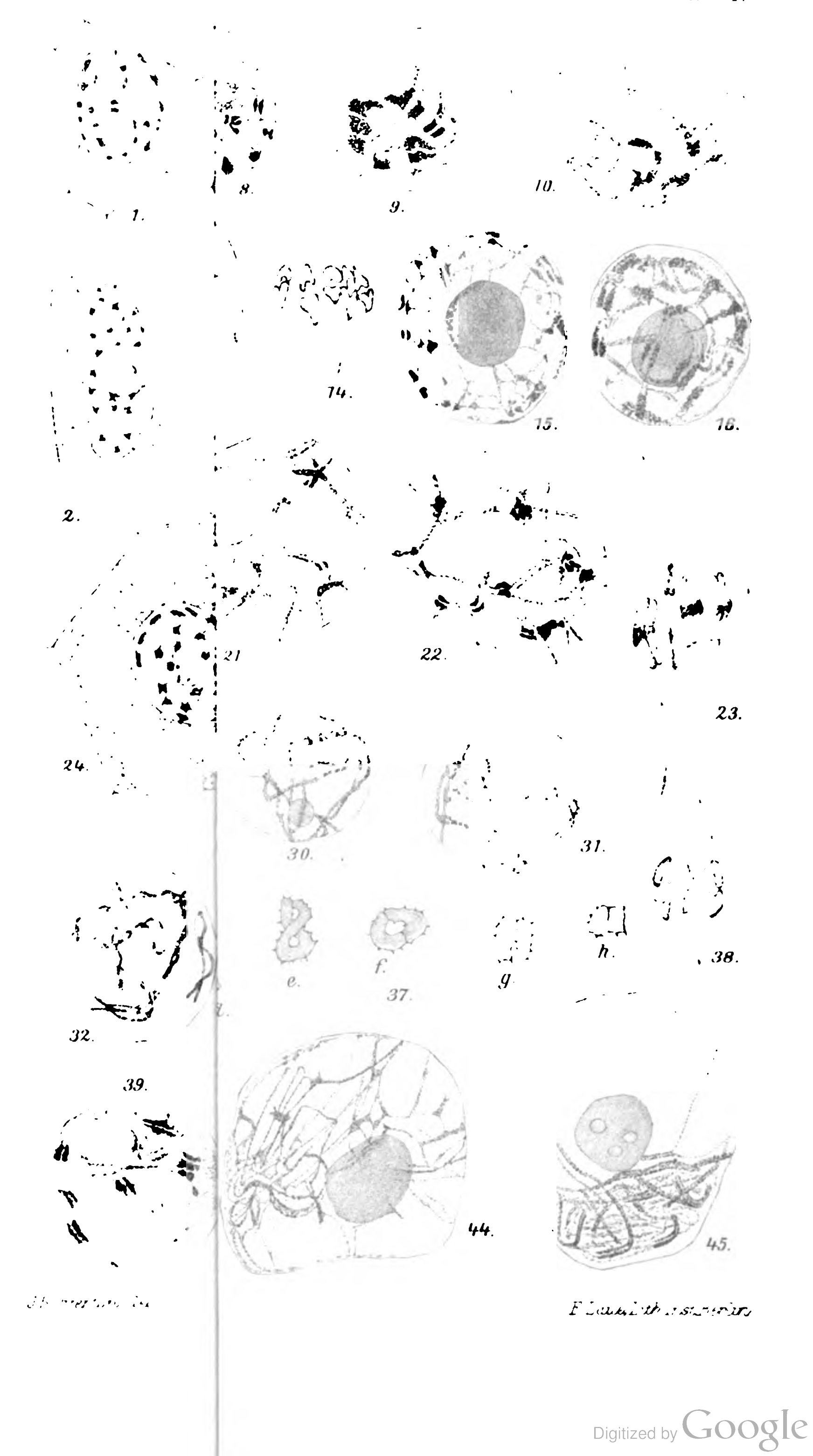

5.
6.
11.
12.
13.
a
19.
a
a
27.
28.


1.
12.
14.
16.
a
19
13.
15.
17.
18.
25.
26.
27.
28.
29.
36.
37.
48.
35.
50.
46.
49.
51.



E. Laue Lith. Inst. Berlin.


108.
118.
119.
120.
121.
126.
127.
128.
129.
130.
136.
137.
138.
145.
146.
147.
148.


1.
8.
9.
10.
2.
14.
15.
16.
21
22.
23.
24.
30.
31.
32.
e.
f.
37.
g
h.
38.
39.
44.
45.

Taf. VIII.

Jahrb. f. w. Botanik

Taf. VII.

b c 50 e f 51. 52 46. 53. 57. 62. 63. 58. 64. 70. 71. 72. 78. 79.

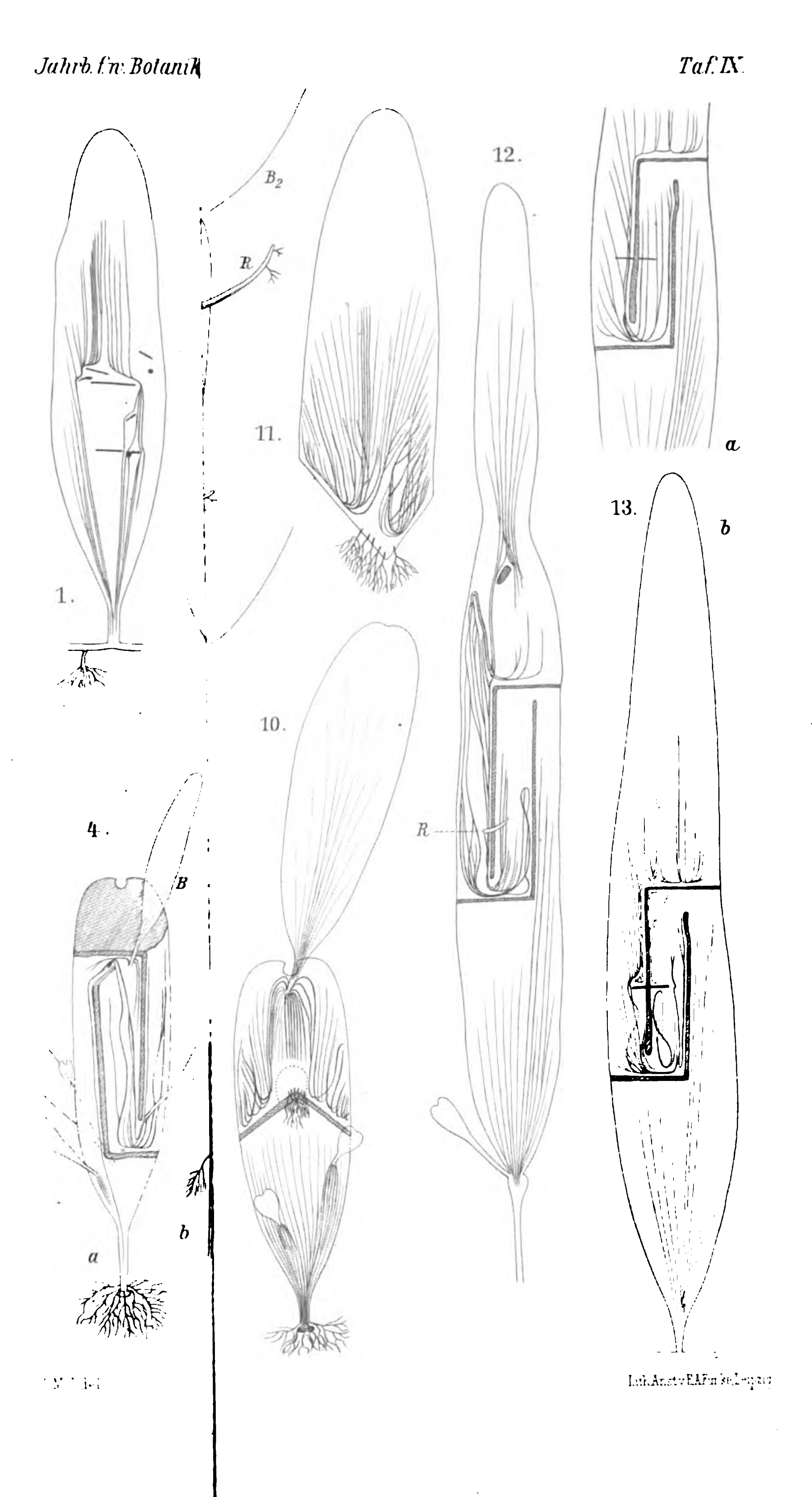
a. b. d.

Funke, Leipzig.

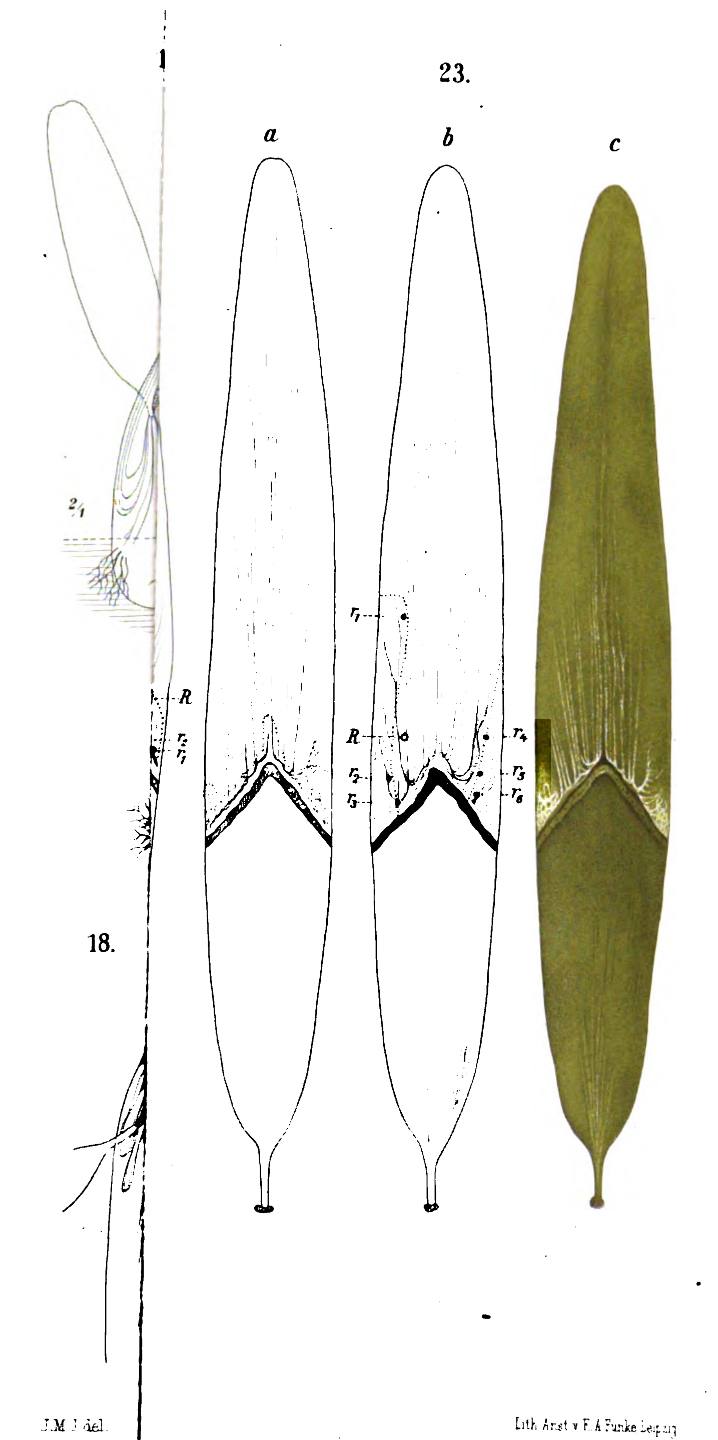
1. 4. 10. 11. 12.





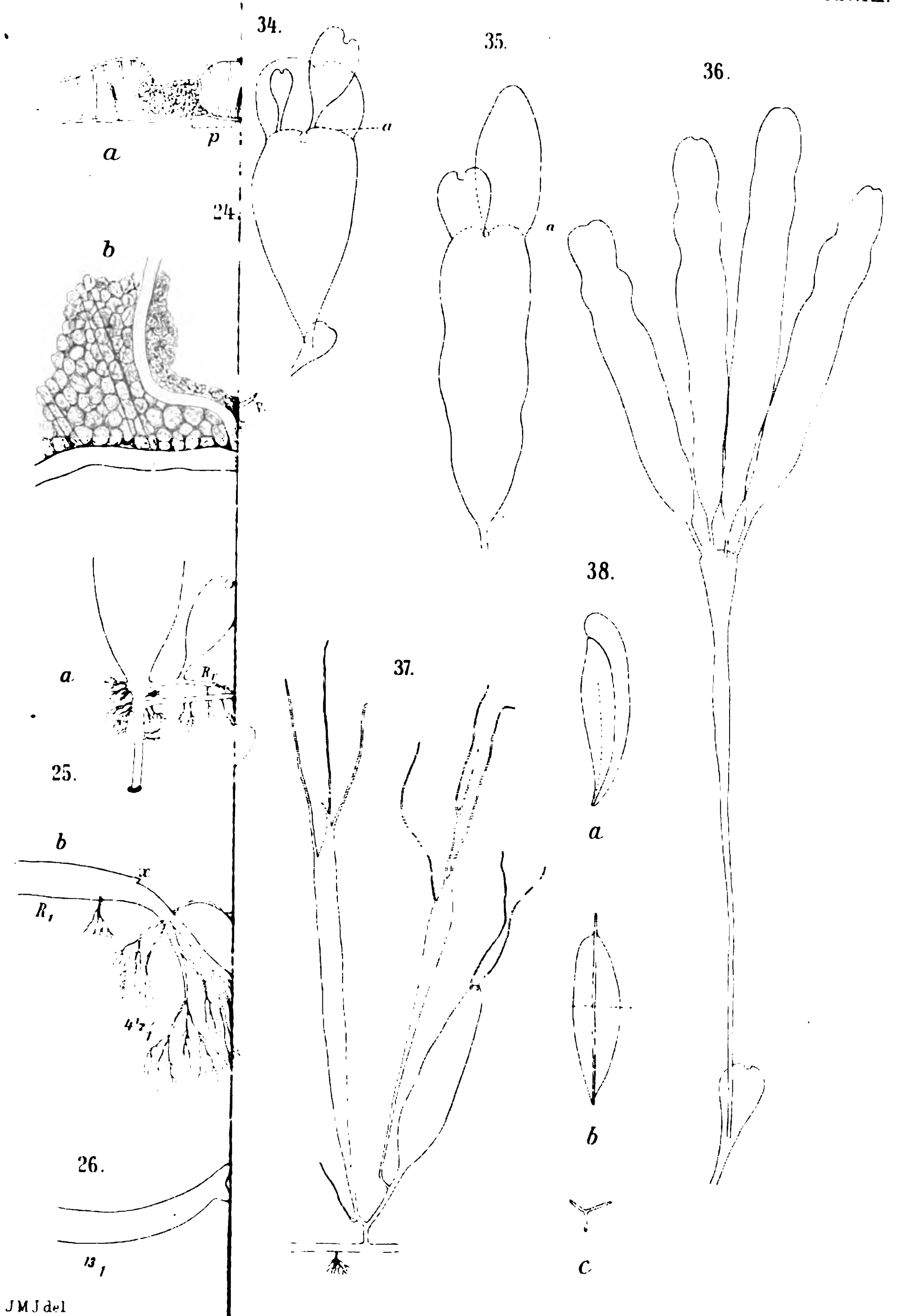


Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig



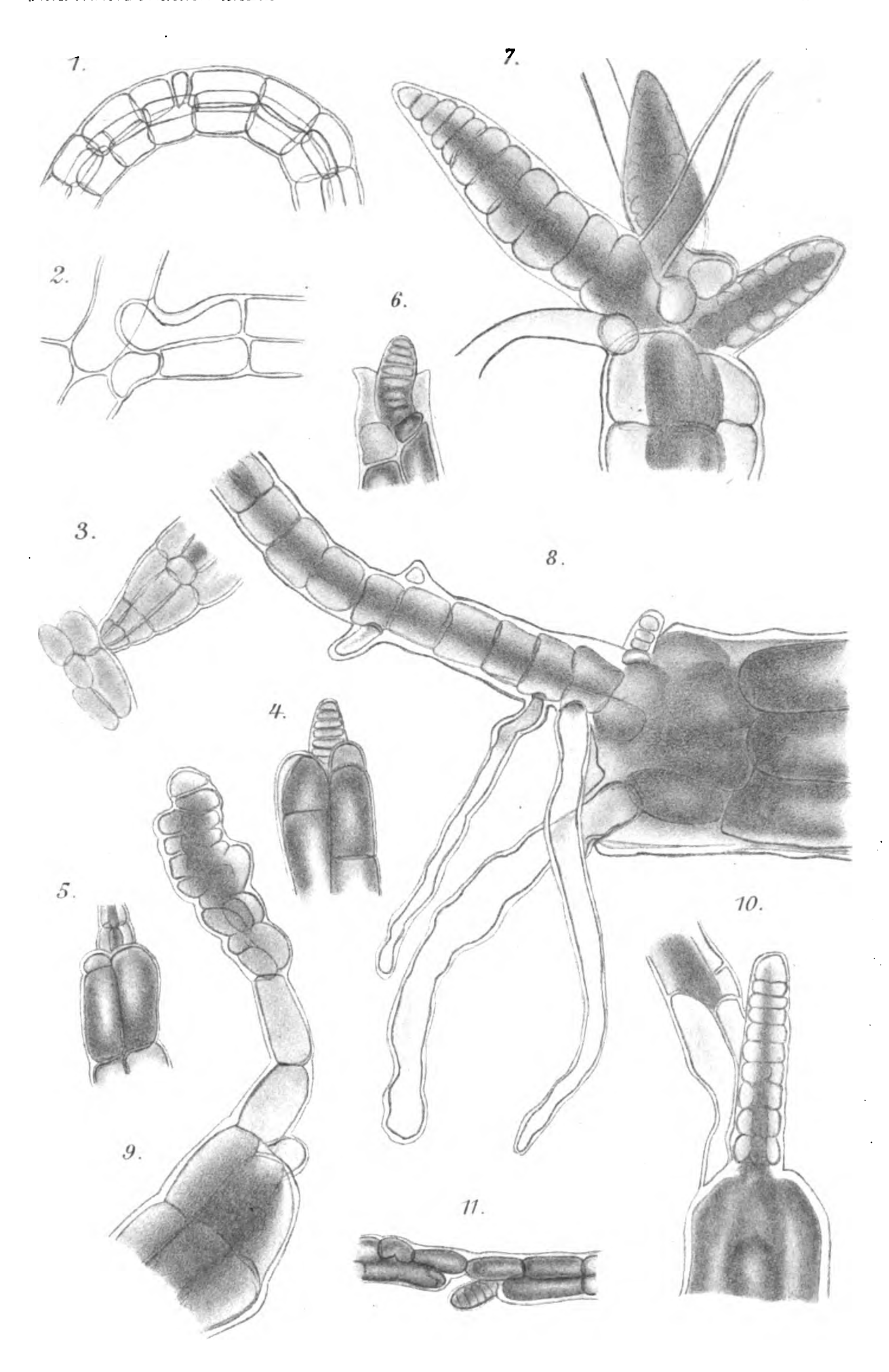
J.M. J. del.

Lith. Anst. v. E. A. Funke Leipzig



J M J del

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

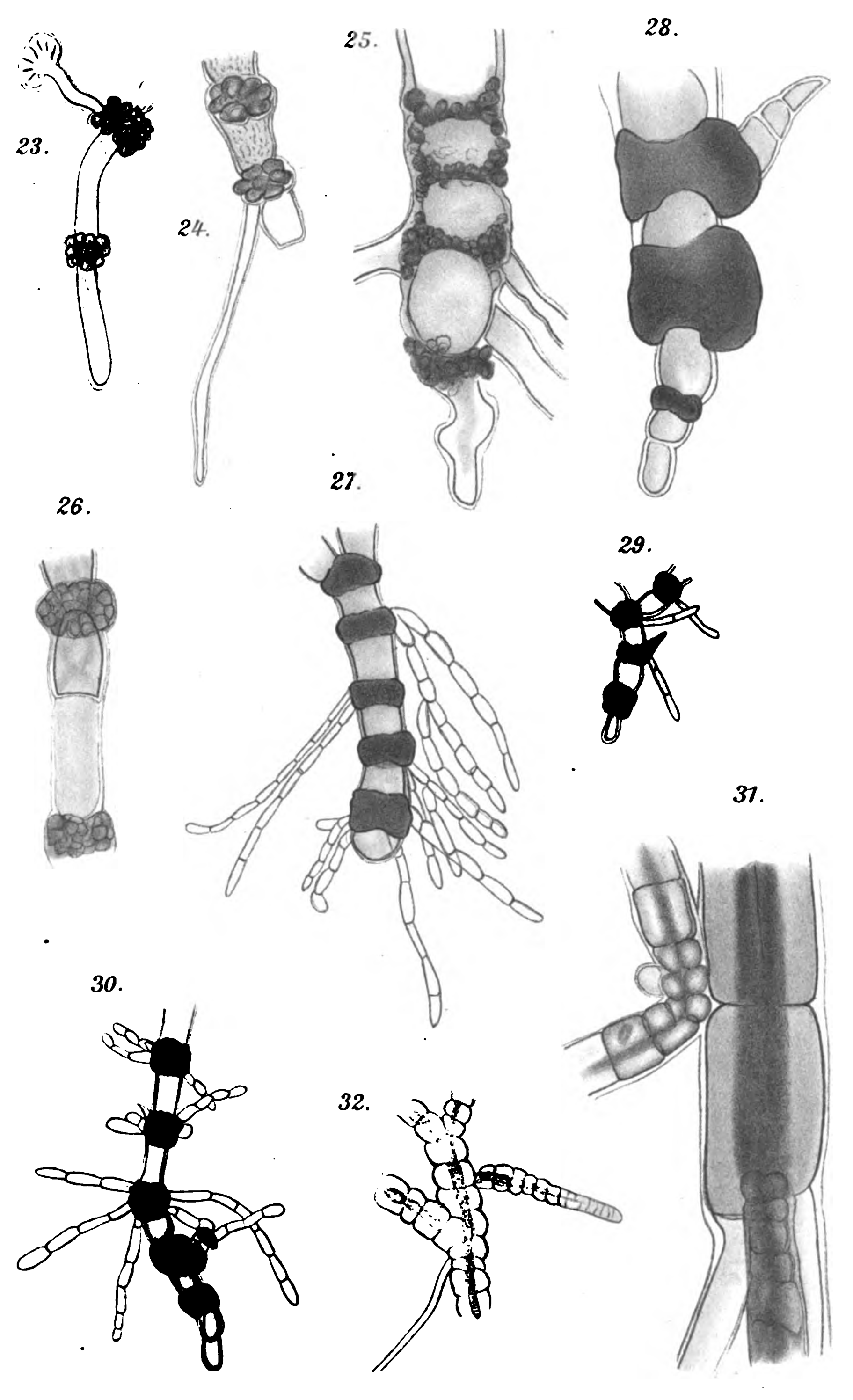


F. Tobler del.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

12. 13. 16. 17. 14. 15. 18. 20. 19. 22. 21.

F. Tobler del. Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig



F. Tobler del.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

1. I II III IV

27.

33.

34. a b

32.

36.

2.

31.

29.

35.

37.

16.

38.

39.

